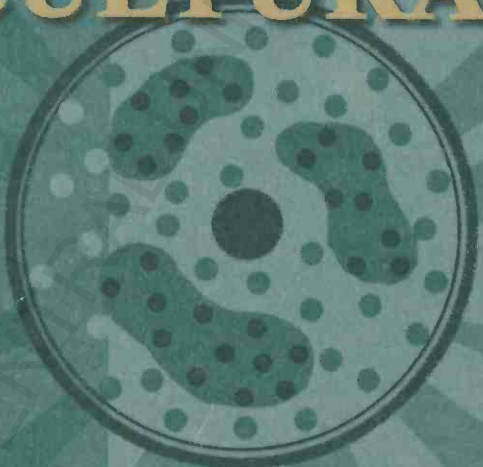
Ioan BURZO
Simion TOMA
Constantin CRĂCIUN
Viorica VOICAN
Aurelia DOBRESCU
Elena DELIAN

FIZIOLOGIA PLANTELOR DE CULTURĂ



Vol. 1

Procesele fiziologice din plantele de cultură

ȘTIINȚA

BIBL. CENTR. UNIV.
M. „EMINESCU" IAȘI
BIOLOGIE
III-11.391

BCU IAȘI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Ioan Burzo, Simion Toma,
Constantin Crăciun, Viorica Voican,
Aurelia Dobrescu, Elena Delian

Fiziologia plantelor de cultură

Vol. I

Procesele fiziologice din plantele de cultură

220899
B.C.U. - IASI

Chişinău
Întreprinderea Editorial-Poligrafică *Ştiinţa*
1999

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

CZU 631.52:581.1

51558
B.C.U. „M. EMINESCU" I.-ŞI
BIOLOGIE
6 MAR 2000

Ediţia de faţă este rodul unei colaborări a savanţilor şi profesorilor de la Universitatea de Ştiinţe Agronomice şi Medicină Veterinară din Bucureşti, România, şi de la Institutul de Fiziologie a Plantelor al Academiei de Ştiinţe a Republicii Moldova.

Lucrarea apare cu sprijinul financiar al Băncii Mondiale, al Fundaţiei SOROS-MOLDOVA *şi al Uniunii Societăţilor Tehnico-Ştiinţifice din Moldova*

© Ioan Burzo, Simion Toma, Constantin Crăciun, Viorica Voican, Aurelia Dobrescu, Elena Delian, 1999
© Coperta: Oleg Beşliu

ISBN 9975-67-141-1

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Cuprins

Capitolul 1. Fiziologia celulei vegetale 7
1.1. Rolul fiziologic al principalelor părţi componente ale celulelor. 9
1.1.1. Peretele celular 10
1.1.2. Membranele plasmatice 17
1.1.3. Citoplasma. 25
1.1.4. Organitele celulare 29
1.1.5. Transmiterea informaţiilor între celulele, ţesuturile şi organele plantelor. 46
1.2. Rolul fiziologic al principalilor compuşi chimici din plante 48
1.2.1. Substanţele plastice 49
1.2.2. Substanţele de rezervă. 50
1.2.3. Substanţele active 51
1.2.4. Substanţele secundare. 68
1.2.5. Substanţele anorganice 70
Bibliografie. 71

Capitolul 2. Absorbţia apei şi a substanţelor minerale de către plante 78
2.1. Adaptările rădăcinii pentru absorbţia apei şi a substanţelor minerale. 78
2.2. Absorbţia apei şi a substanţelor dizolvate prin rădăcină 92
2.3. Factorii care influenţează intensitatea absorbţiei apei şi a substanţelor minerale 104
2.4. Absorbţia extraradiculară 109
Bibliografie 111

Capitolul 3. Transportul substanţelor prin plante 115
3.1. Transportul substanţelor la nivel celular. 115
3.2. Transportul substanţelor prin rădăcinile plantelor. 119
3.3. Transportul sevei brute prin xilem 123
3.4. Transportul substanţelor prin frunze. 128
3.5. Transportul sevei elaborate prin floem. 131
3.5.1. Mecanismul de transport al sevei elaborate. 133
3.5.2. Compoziţia chimică a sevei elaborate. 135
3.5.3. Sensul de transport al sevei elaborate. 136
3.5.4. Viteza de transport a sevei elaborate 137
3.6. Transportul substanţelor spre organele de consum sau de depozitare 137
3.7. Retranslocarea substanţelor în plante 140
3.8. Transportul substanţelor gazoase prin ţesuturile plantelor 141
Bibliografie 144

Capitolul 4. Eliminarea substanţelor din plante 149
4.1. Eliminarea apei din plante 149
4.1.1. Procesul de transpiraţie. 149

4.1.2. Gutaţia 162
4.2. Eliminarea substanţelor minerale şi organice din plante 164
4.2.1. Desorbţia substanţelor anorganice şi organice 164
4.2.2. Secreţia substanţelor anorganice şi organice 165
Bibliografie 169

Capitolul 5. Rolul fiziologic al apei şi al substanţelor minerale . . . 172
5.1. Rolul fiziologic al apei 173
5.2.Rolul fiziologic al substanţelor minerale 177
Bibliografie 196

*Capitolul 6.*Fotosinteza 199
6.1. Organul şi organitul specializat pentru fotosinteză 199
6.2. Rolul luminii în procesul de fotosinteză 202
6.3. Mecanismul procesului de fotosinteză 206
6.3.1. Faza de lumină a fotosintezei 208
6.3.2. Faza enzimatică (de întuneric) a fotosintezei (Ciclul Calvin) 212
6.4. Fotorespiraţia 214
6.5. Alte tipuri fotosintetice la plante 216
6.6. Factorii care influenţează procesul de fotosinteză 222
6.7. Variaţiile circadiene şi sezoniere ale intensităţii procesului de fotosinteză 230
Bibliografie 231

Capitolul 7. Biodegradarea substanţelor de rezervă 234
7.1. Biodegradarea aerobă a substanţelor de rezervă 235
7.1.1. Biodegradarea glucidelor 236
7.1.2. Biodegradarea lipidelor 242
7.1.3. Biodegradarea proteinelor 245
7.2. Ciclul Krebs 246
7.2.1. Mecanismul procesului de respiraţie 247
7.2.2. Controlul procesului de respiraţie 250
7.2.3. Bilanţul energetic al biodegradării substanţelor de rezervă 251
7.2.4. Natura substanţelor utilizate în procesul de respiraţie 253
7.2.5. Dinamica procesului de respiraţie 255
7.2.6. Căldura rezultată din procesul de respiraţie 260
7.2.7. Factorii care influenţează procesul de respiraţie 260
7.2.8. Importanţa practică a cunoştinţelor privind respiraţia plantelor 269
7.3. Biodegradarea anaerobă a glucidelor de rezervă 270
7.3.1. Mecanismul biodegradării anaerobe 271
7.3.2. Importanţa biodegradării anaerobe 274
Bibliografie 274

Capitolul 8. Transformarea şi depozitarea substanţelor organice în plante 277
8.1. Formarea şi transformarea substanţelor organice 277

8.2. Depozitarea substanţelor de rezervă 292
Bibliografie 298

Capitolul 9. Starea de repaus vegetativ la plante 302
9.1. Mecanismul fiziologic al repausului vegetativ 303
9.2. Repausul plantei întregi 305
9.3. Repausul mugural 307
9.4. Repausul seminal 313
Bibliografie 319

Capitolul 10. Creşterea plantelor 322
10.1. Etapele creşterii celulare 324
10.2. Germinarea seminţelor 330
10.3. Creşterea organelor plantelor 340
10.4. Factorii care influenţează procesul de creştere 352
10.5. Regenerarea la plante 358
10.6. Polaritatea la plante 360
10.7. Corelaţiile la plante 362
10.8. Dominanţa apicală 363
10.9. Mişcările de creştere ale plantelor 366
10.9.1. Tropismele 367
10.9.2. Nutaţiile 370
10.9.3. Nastiile 371
Bibliografie 374

Capitolul 11. Dezvoltarea plantelor 378
11.1. Perioada de tinereţe 379
11.1.1. Diferenţierea celulelor 380
11.1.2. Dezvoltarea reproductivă 384
11.2. Perioada de maturitate 401
11.2.1. Controlul procesului de maturare 401
11.2.2. Rolul etilenei în procesul de maturare 404
11.2.3. Modificări fiziologo-biochimice caracteristice pentru procesul de maturare 407
11.2.4. Evoluţia procesului de maturare la fructe 416
11.3. Perioada de senescenţă 419
11.4. Moartea plantelor 428
Bibliografie 429

Capitolul 12. Fiziologia postrecoltă a produselor agricole 434
12.1. Procesele de biosinteză din produsele agricole recoltate 434
12.2. Intensitatea procesului de transpiraţie 436
12.3. Intensitatea procesului de respiraţie 438
12.4. Alte modificări din produsele agricole recoltate 440
Bibliografie 446

Capitolul 13. Fiziologia plantei bolnave 447
13.1. Rezistenţa plantelor la atacul patogen 448
13.2. Modificările fiziologice din plantele atacate de microorganismele parazite 455
13.2.1. Efectele atacului patogen asupra fotosintezei 455
13.2.2. Efectele atacului patogen asupra procesului de respiraţie 456
13.2.3. Efectele atacului patogen asupra creşterii plantelor 457
13.2.4. Efectele atacului patogen asupra transportului substanţelor prin plante 459
13.2.5. Efectele atacului patogen asupra metabolismului azotului şi al acizilor nucleici. 460
Bibliografie 460

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Capitolul 1
Fiziologia celulei vegetale

Celula reprezintă unitatea morfologică, structurală şi funcţională de bază a plantelor. Toate procesele fiziologo-biochimice se desfăşoară la nivel celular şi sunt influenţate în mod hotărâtor de structura acestora. Din aceste considerente, fiziologia celulei constituie prima etapă în interpretarea proceselor fiziologice care se petrec la nivelul plantei întregi.

Celulele din diferite ţesuturi ale plantelor prezintă modificări de formă, mărime, grosime ale pereţilor celulari, cantitate de citoplasmă, cât şi de intensitate a proceselor fiziologice. Cu toate acestea, structura de bază şi rolul fiziologic al organitelor celulare sunt asemănătoare.

Atât celulele, cât şi plantele întregi sunt organisme vii, care se caracterizează prin următoarele proprietăţi:

Metabolismul reprezintă procesul prin care are loc schimbul permanent de substanţe şi energie cu mediul şi include totalitatea transformărilor care se petrec în plantele vii. Ca urmare, celulele formează un sistem deschis care se află într-un continuu schimb de energie şi substanţe cu mediul şi care tinde către un echilibru termodinamic, fără a ajunge însă la el.

Metabolismul are două laturi contradictorii: anabolismul şi catabolismul. Anabolismul reprezintă totalitatea reacţiilor de biosinteză a substanţelor proprii organismului care se realizează cu consum de energie, în timp ce catabolismul include totalitatea reacţiilor de biodegradare a substanţelor de rezervă, cu producerea de energie. Schimbul de substanţe cu mediul este însoţit întotdeauna de schimbul de energie şi de informaţii, astfel, cele două laturi ale metabolismului alcătuiesc o unitate dialectică.

Raportul dintre cele două laturi ale metabolismului se modifică în decursul ontogenezei. Astfel, în etapele timpurii de vegetaţie predo-

mină anabolismul, fapt ce explică creşterea organelor tinere. La mijlocul ciclului de viaţă (maturitate), cele două laturi ale metabolismului se află în echilibru dinamic a cărui durată variază în funcţie de specia plantei. În etapa de senescenţă, raportul devine favorabil catabolismului.

Creşterea este un proces cantitativ, ireversibil, ce constă în sporirea numărului de celule, a masei şi a volumului acestora.

Dezvoltarea constituie un proces calitativ, ce se desfăşoară în trei etape, pe parcursul cărora are loc diferenţierea celulelor şi se realizează capacitatea de reproducere, ceea ce asigură perpetuarea speciei. Etapele procesului de dezvoltare sunt: *tinereţea* — etapă în care au loc acumulări intense şi modificări calitative care conduc la realizarea capacităţii de înmulţire; *maturitatea* — etapa de vârf din viaţa plantelor în care acestea înfloresc, fructifică şi formează seminţe; *senescenţa* — etapa de declin ce precede moartea plantelor şi care se caracterizează prin diminuarea producţiei, a intensităţii proceselor metabolice şi prin degradarea ultrastructurii celulare.

Nu toate ţesuturile unei plante se găsesc în aceeaşi etapă de dezvoltare, datorită faptului că procesul de diviziune a celulelor din meristemele primare şi cele secundare continuă cu intensitate diferită pe tot parcursul vieţii plantelor.

Sensibilitatea şi excitabilitatea reprezintă proprietăţile materiei celulare vii de a percepe acţiunea factorilor din mediul înconjurător. Aceste proprietăţi stau la baza reacţiilor pe care le au celulele la acţiunea factorilor ambianţi.

Mişcarea este o proprietate de bază a materiei vii, care constă în variaţia în timp a poziţiei, în raport cu un sistem de referinţă. Aceasta se realizează la nivel celular, prin deplasarea cu ajutorul cililor, flagelilor, prin propulsie, alunecare etc. sau prin orientarea organelor plantelor, prin modificări de turgescenţă sau creşteri inegale.

Adaptabilitatea este însuşirea celulelor vii de a-şi modifica metabolismul în raport cu factorii de mediu, asigurând astfel supravieţuirea acestora în condiţii de stres.

Ereditatea este proprietatea materiei vii de a transmite fidel caracterele ereditare ale speciei la descendenţi.

Moartea este o însuşire generală a organismelor vii, care survine atunci când încetează metabolismul, ea fiind o consecinţă firească a vieţii.

B.C.U. „M. EMINESCU" IAȘI BIBLIOTECA CENTRALĂ

1.1. Rolul fiziologic al principalelor părți componente ale celulelor

Celula vegetală este alcătuită din: peretele celular, membranele plasmatice (plasmalema și tonoplastul), iar în interior se găsește o masă coloidală hialină, care reprezintă citoplasma *(Fig. 1.1.)*. În citoplasmă se află dispersate organitele celulare: nucleul, plastidele, mitocondriile, reticulul endoplasmatic, complexul Golgi, peroxizomii, lizozomii, glioxizomii, ribozomii, sferozomii, veziculele proteice și microtubulii. Citoplasma și organitele celulare alcătuiesc împreună protoplasma celulară. În citoplasmă se află una sau mai multe vacuole care formează vacuomul celular.

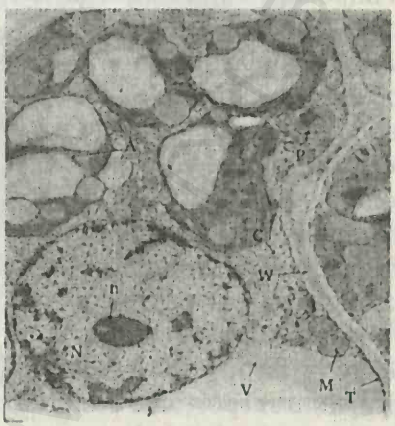


Fig. 1.1. Structura unei celule parenchimatice din fructul de măr. N — nucleu; n — nucleol; V — vacuolă; M — mitocondrie; T — tonoplast; W — peretele celular; Ci — citoplasmă; P — peroxizom; A — amiloplast

Componentele celulare prezintă o mare specificitate în ceea ce privește rolul lor fiziologic, astfel:

- Forma celulelor se realizează cu participarea peretelui celular.
- Transportul substanțelor în celulă este reglat de către membranele semipermeabile: plasmalema și tonoplastul și de către plasmodesme.
- Procesele de biosinteză au loc în cloroplaste, ribozomi, în reticulul endoplasmatic, în complexul Golgi și în citoplasmă.
- Procesele de biodegradare se desfășoară în mitocondrii, lizozomi, glioxizomi, peroxizomi și în citoplasmă.
- Transportul substanțelor în citoplasmă se face cu participarea veziculelor golgiene, a celor formate din reticulul endoplasmatic, cât și cu participarea curenților citoplasmatici.
- Depozitarea substanțelor de rezervă se face în amiloplaste, sferozomi și vezicule proteice, iar a substanțelor secundare, rezultate din procesele metabolice, în vacuole.
- Coordonarea tuturor proceselor fiziologice din celule se realizează cu participarea nucleului.

1.1.1. Peretele celular

Peretele celular reprezintă învelişul exterior al celulei şi constituie o parte importantă a celulei vegetale. Acesta se formează în timpul diviziunii celulare din fragmoplast.

Fragmoplastul are aspectul unui disc, care se formează în telofază, la mijlocul celulei care se divide. Acesta este alcătuit dintr-o masă citoplasmatică în care se găsesc: proplastide, promitocondrii, canalicule ale reticulului endoplasmatic, vezicule golgiene şi ribozomi liberi *(Fig. 1.2.)*. În fragmoplast se observă şi microtubuli, care orientează deplasarea veziculelor provenite din complexul Golgi (Willson,1983). Veziculele transportoare pun în libertate acizii galacturonici care se leagă între ei prin legături 1,4-α-glicozidice, formând acizii poligalacturonici. Aceştia intră în compoziţia substanţelor pectice care formează membrana primitivă, din care rezultă ulterior lamela pectică mediană. Substanţele pectice din lamela mediană conferă acesteia însuşirea de a fi izotropă, adică manifestă aceleaşi proprietăţi în toate direcţiile şi reprezintă liantul dintre celulele ţesuturilor.

Fig. 1.2. Formarea peretelui celular. F — fragmoplast; N — nucleu

Membranele veziculelor golgiene, precum şi cele rezultate prin biosinteza "de novo" se unesc formând plasmalema.

Veziculele golgiene transportă în continuare substanţe care sunt utilizate la sinteza peretelui celular primar. După formarea plasmalemei, aceste substanţe sunt eliberate în spaţiul extraplasmatic printr-un proces de exopinocitoză şi sunt utilizate la biosinteza peretelui celular secundar.

Peretele celular primar este alcătuit din microfibrilele celulozice (9–25%), hemiceluloze (25–50%), microfibrile de natură proteică (10 %) şi substanţe pectice (10–35 %), legate între ele prin molecule de glucani, manani, galactani, xilani, xiloglucani, arabanogalactani etc. Radicalii liberi ai acestor substanţe pot reţine compuşi fenolici, molecule de apă, ioni de calciu sau alţi ioni. Nerville şi Levy (1985)

au constatat că microfibrilele celulozice dintr-un strat sunt dispuse paralel, iar cele din stratul următor formează un unghi mic faţă de cele anterioare, realizând o structură helicoidală.

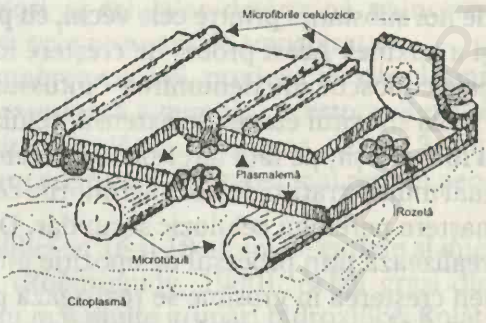


Fig. 1.3. Sinteza filamentelor de celuloză în complexele în formă de rozetă

Romberger şi colab. (1993) menţionează că formarea pereţilor celulari este un proces de secreţie, în care precursorii sunt biosintetizaţi în celule, iar formarea polimerilor se produce la nivelul plasmalemei şi la exteriorul acesteia.

Biosinteza celulozei are loc într-un complex enzimatic situat în plasmalemă. În stratul intern de fosfolipide se află un complex enzimatic în formă de rozetă, iar în cel exterior un complex terminal *(Fig. 1.3.)*. La trecerea UDP-glucozei prin acest complex are loc o reacţie de polimerizare prin formarea legăturii 1,4-α-glicozidice. Fiecare subunitate a complexului catalizează sinteza unui lanţ de glucani. Prin deplasarea complexului în bistratul de fosfolipide, lanţurile de glucani produşi de un complex în formă de rozetă dau naştere unei microfibrile celulozice (Delmer şi Amor,1995). Numărul complexelor în formă de rozetă şi deci numărul microfibrilelor formate este foarte mare, iar microfibrilele produse de complexele învecinate alcătuiesc o macrofibrilă celulozică. Complexul în formă de rozetă se deplasează în spaţiul dintre doi microtubuli, iar modificarea poziţiei microtubulilor schimbă direcţia în care sunt depuse microfibrilele.

Peretele celular primar are grosimea de 1–3 μ şi se caracterizează prin anizotropie, adică manifestă proprietăţi variate, în diferite direcţii. Formarea peretelui primar este, în general, însoţită de începutul celei de a doua etape de creştere celulară şi anume, etapa de extensie sau elongaţie celulară.

În etapa de extensie celulară microfibrilele celulozice sunt reorientate, ceea ce permite o uşoară mărire a suprafeţei peretelui celular. În acelaşi timp se produce hidroliza legăturilor dintre unele componente şi distanţarea acestora ca urmare a presiunii exercitate de turgescenţă. În final are loc refacerea structurii prin intercalarea

de noi substanţe printre cele vechi, cu participarea activă a enzimelor şi a auxinei. Acest proces de creştere în suprafaţă a peretelui celular este cunoscut sub denumirea "intussuscepţiune".

La sfârşitul etapei de extensie celulară, când procesul de creştere a luat sfârşit, pe faţa interioară a peretelui celulozic primar se depun mai multe straturi de noi microfibrile celulozice şi lignine, care vor da naştere peretelui celulozic secundar. Depunerea este centripetă şi se realizează prin procesul de apoziţie internă, iar la grăunciorii de polen creşterea în grosime se realizează prin apoziţie externă.

La formarea peretelui celular secundar participă enzimele UDP-glucozo fosforilază, (1,4) β-glucan-sintetază şi glicozil transferază, care sunt localizate în plasmalemă.

Pereţii celulozici secundari, care se găsesc la celulele cu creşterea încheiată, conţin: 41– 45 % celuloză, 30 % hemiceluloze şi în unele cazuri 22–28 % lignine (Salisbury şi Ross, 1992). Peretele celular terţiar este alcătuit din lignine.

În general, creşterea în grosime a peretelui celular se realizează prin apoziţie şi are loc uniform la celulele sclerenchimatice, neuniform la vasele lemnoase, dar tot centripet, în timp ce în îngroşarea peretelui celulozic la spori şi la grăunciorii de polen are loc centrifug. La fibrele lemnoase de conifere se mai formează un perete terţiar, în care au fost identificaţi xilani. Toate aceste procese au loc în timpul diferenţierii şi specializării funcţionale a celulelor şi se realizează după parcurgerea fazei de extensie celulară.

Peretele celulozic este, în general, mai elastic la celula tânără şi mai rigid, respectiv mai puţin elastic, la celula bătrână.

În cazuri particulare, au loc modificări secundare ale peretelui celular.

Cerificarea constă în depunerea de ceruri pe faţa exterioară a peretelui celular. Cerurile reprezintă un amestec de ceride: esteri ai acizilor graşi şi hidroxiacizilor cu 15–35 atomi de carbon, cu alcooli superiori având 28–34 atomi de carbon. Aceste substanţe conţin şi molecule libere de acizi graşi, alcooli, cetone, hidrocarburi, aldehide etc. Cerurile sunt biosintetizate de celulele epidermice şi sunt transportate la exterior prin ectodesme şi pori cuticulari. Romberger şi colab. (1993) au precizat că transportul precursorilor cerurilor epicuticulare se face în stare dizolvată în substanţe volatile. Aceste substanţe străbat ectodesmele şi porii cuticulari pentru ca la suprafaţa cuticulei solvenţii să se evapore, iar cerurile să se cristalizeze.

Cerificarea pereţilor exteriori ai celulelor determină reducerea pierderilor de apă din ţesuturi, prin procesul de transpiraţie.

Cutinizarea constă în depunerea cutinei, produsă de citoplasma celulelor epidermice, pe faţa exterioară a pereţilor acestora. Rezultă astfel un înveliş extern numit cuticulă, cu grosimea de 1–15 μm, alcătuit din cutină şi ceruri, care are permeabilitatea mai redusă pentru apă şi gaze.

Cutina conţine polimeri lipidici cu 16 şi 18 atomi de carbon şi mici cantităţi de compuşi fenolici (Kolattukudy, 1980). Acizii graşi din aceşti polimeri conţin două sau mai multe grupări hidroxilice. Kolattukudy şi colab. (1982) consideră că biosinteza cutinei are loc pe suprafaţa exterioară a pereţilor celulari, utilizându-se monomeri formaţi în reticulul endoplasmatic neted, care sunt transportaţi la exteriorul celulelor în vezicule sau sub formă de picături.

Duran şi colab. (1975) au localizat enzima cutin-sintetază, implicată în biosinteza cutinei, în plasmalemă, iar Bartnicki-Gracia (1968) consideră că biosinteza cutinei are loc în spaţiul extraplasmatic .

Suberificarea constă în depunerea unor straturi de suberină pe faţa internă a pereţilor celulari ai epidermei şi ai endodermei. Acest proces are loc şi în celulele lezate mecanic, contribuind la izolarea ţesuturilor atacate de microorganismele parazite de cele sănătoase.

Suberina are compoziţia aproape similară cu cutina, fiind alcătuită dintr-un amestec complex de acizi graşi cu lanţul lung (C_{16}–C_{26}), acizi hidroxilaţi, acizi dicarboxilici şi alcooli cu lanţul lung (Molloway, 1983). Diferă de cutină prin cantitatea mai mare de acizi fenolici şi prin natura acizilor graşi.

Suberina se formează în timpul creşterii secundare, determină îngroşările lui Caspary din celulele endodermei sau impregnează celulele exterioare ale tuberculilor de cartof, în faza de maturitate.

Lignificarea constă în impregnarea pereţilor celulari cu lignină, care se depune printre microfibrilele de celuloză. În felul acesta se realizează lignificarea pericarpului alunelor, a mezocarpului nucilor, a pereţilor vaselor de lemn etc.

Ligninele sunt polimeri aromatici care intră în compoziţia pereţilor celulari terţiari şi le conferă rigiditatea caracteristică. Aceste substanţe au ca precursor fenilalanina şi sunt complexe hidrofobe alcătuite din difenilpropanoizi, rezultate din polimerizarea oxidativă a 3 hidroxicinamil alcooli: alcool 4-hidroxicinamil, -hidroxiconiferil şi –hidroxisinapil. Precursorii ligninelor sunt biosintetizaţi în citoplasmă, după care sunt transportaţi prin plasmalemă, prin pinoci-

toză, sub formă de glicozizi, iar ligninele sunt sintetizate la nivelul pereţilor celulari.

Higuchi (1982) a precizat că enzima-cheie implicată în sinteza precursorilor ligninelor este fenilalaninamoniuliază (PAL), iar polimerizarea acestora este catalizată de polifenoloxidaze, izoenzime ale peroxidazei şi de lacaze. Transcripţia genelor care codifică biosinteza enzimelor implicate în formarea ligninelor poate controla procesul de lignificare şi compoziţia ligninelor. Procesul de lignificare poate fi influenţat şi de gibereline care stimulează activitatea enzimei fenilalaninamoniuliază şi de lumina care intensifică acest proces.

Gelificarea constă în producerea în exces a substanţelor pectice, care în contact cu apa formează gome sau mucilagii. Acest proces se constată în mod frecvent la fructele de piersic.

Mineralizarea constă în impregnarea peretelui celular cu dioxid de siliciu, la plantele graminee, ciperacee, equisetacee, diatomee etc., săruri de calciu, carbonat şi mai rar sulfat, la unele plante lemnoase. Prin mineralizarea pereţilor celulari, aceştia realizează o rezistenţă mecanică sporită.

Funcţiile fiziologice ale peretelui celular sunt următoarele:

- Pereţii celulari conferă forma celulelor datorită rigidităţii pe care o au, dar în acelaşi timp, permit o uşoară creştere (datorită elasticităţii lor) în condiţiile sporirii presiunii de turgescenţă. În general, presiunea de turgescenţă nu depăşeşte limitele caracteristice, evitându-se astfel ruperea pereţilor celulari. Acest proces se realizează printr-un reglaj de tip *feedback*, care controlează concentraţia soluţiei intracelulare (Backer şi Hill, 1975), cu participarea sensorilor de presiune situaţi la nivelul membranelor plasmatice.

Elasticitatea pereţilor celulari creşte ca urmare a eliberării calciului, modificării pH-ului şi hidrolizei enzimatice a poliglucidelor din pereţii celulari sau scade ca urmare a depunerii de celuloză şi lignină.

- Pereţii celulari asigură transportul apei şi al substanţelor dizolvate prin spaţiile dintre microfibrilele celulozice care constituie apoplastul celular. Grignon şi Sentenac (1991) au precizat că în plantele superioare apoplastul ocupă 5 % din volumul organelor aeriene. După Milburn (1972), spaţiile din apoplast au diametrul de 3,5–5,2 nm şi asigură transportul substanţelor cu greutatea moleculară de până la 15 000– 20 000 Da. După Lutge şi Pitman (1976), diametrul porilor este de până la 10 nm, ceea ce permite transportul ionilor care au diametrul ce variază între 0,15–0,46 nm.

- Lectinele din pereţii celulari participă la recunoaşterea bacteriilor simbionte care formează nodozităţile de pe rădăcinile plantelor leguminoase.
- Pereţii celulari constituie şi o importantă barieră fizică la atacul microorganismelor parazite, iar substanţele fenolice care se găsesc în pereţii celulari constituie un mijloc de protecţie chimică împotriva atacului patogen.

Lamela mediană este alcătuită din substanţe pectice insolubile (protopectină), care au rolul de liant între celule.

Prin descompunerea enzimatică a substanţelor pectice din lamela mediană a fructelor, se realizează scăderea fermităţii ţesuturilor ca urmare a desprinderii cu uşurinţă a celulelor una de alta, proces ce caracterizează fazele de maturitate şi de senescenţă.

Plasmodesmele sunt constituite din pori cu diametrul de circa 50 nm *(Fig. 1.4.)*, care străbat pereţii celulari şi prin care trec dintr-o celulă în alta câte un canalicul al reticulului endoplasmatic (desmotubul). Acesta este înconjurat de citoplasmă, iar la exterior de către plasmalemă (Romberger şi colab., 1993).

Plasmalema şi desmotubulul sunt asociate cu proteine globulare (Ding, 1992), iar spaţiul dintre aceste proteine formează canale pentru transport. Proteinele globulare de pe plasmalemă sunt în legătură cu cele de pe desmotubul prin proteine fibrilare. La cele două capete ale plasmodesmelor se găseşte câte un inel cu proprietăţi contractile, în alcătuirea căruia intră proteine globulare (Robards şi Lucas, 1990). Prin modificarea diametrului sfincterelor, precum şi a canaliculului, se reglează mărimea substanţelor care pot fi transportate prin plasmodesme. Acest reglaj se face şi cu ajutorul calciului intracelular; creşterea conţinutului în calciu determinând închiderea plasmodesmelor şi a transportului simplasmic prin celule. De asemenea, în condiţii de stres, diametrul plasmodesmelor creşte, permiţând transportul substanţelor cu diametrul de până la 10 kDa (McLean ş.a., 1997).

În funcţie de modul de formare a plasmodesmelor se deosebesc:
- plasmodesme primare care se formează în timpul diviziunii celulare, în zona fragmoplastului, dintr-un canalicul al reticulului endoplasmatic care se înconjoară cu citoplasmă şi cu plasmalemă;
- plasmodesme secundare care se formează "de novo" prin pereţii celulari existenţi, ceea ce reflectă natura dinamică a comunicărilor intercelulare.

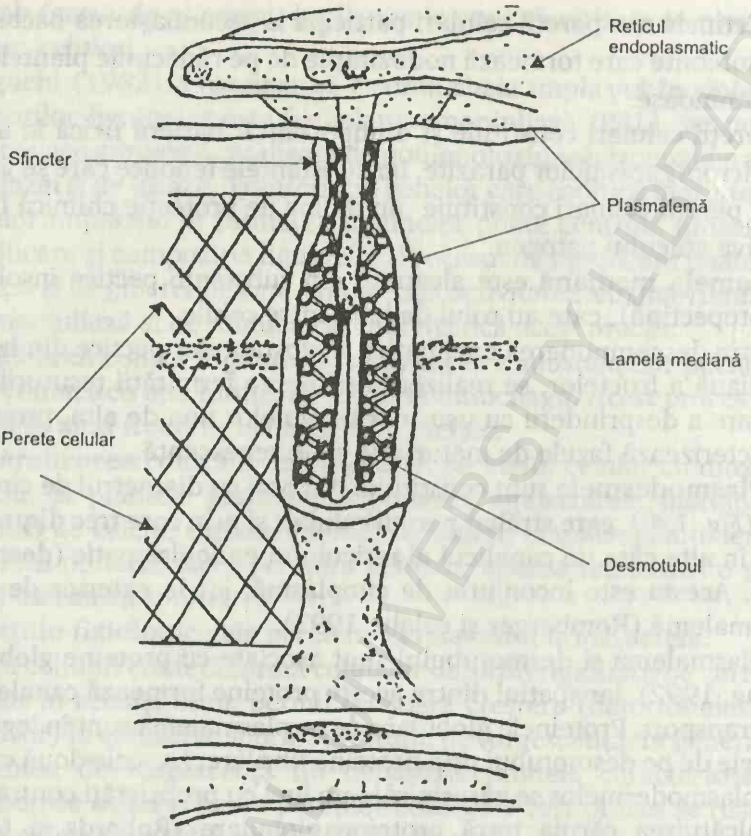


Fig. 1.4. Structura unei plasmodesme

Numărul plasmodesmelor dintr-o celulă variază între 1 000 şi 100 000 (Clowes şi Juniper, 1968). În cazul rădăcinilor tinere de orz, Helder şi Boerma (1969) au determinat un număr de 20 000 plasmodesme/celulă. Numărul de plasmodesme dintre celulele statenchimului din vârful rădăcinii şi celulele din zona de creştere, dintre vasele liberiene şi celulele anexe, dintre celulele mezofilului şi ale tecii perivasculare este mai mare, sugerând existenţa unui transport intens pe cale simplasmică. Alte celule, ca cele ale endospermului şi embrionului din seminţele de *Zea mays* nu au plasmodesme (Diboll şi Larson, 1966), sugerând lipsa transportului pe cale simplasmică.

McLean ş.a. (1997) au constatat prezenţa plasmodesmelor la celulele embrionului plantelor crucifere. După germinare simplastul unic dispare, ţesuturile diferenţiate nemaifiind legate prin plasmodesme.

Astfel, epiderma este izolată de hipodermă, perii epidermali de celulele epidermice, celulele stomatice de cele anexe etc. Dispariţia plasmodesmelor are loc, după Ehlers ş.a. (1996), printr-un proces de proteoliză.

Plasmodesmele au un rol important în procesul de diferenţiere celulară, deoarece prezenţa sau absenţa acestora reglează transportul moleculelor, semnal care orientează direcţia de desfăşurare a acestui proces. Cercetările recente efectuate de Ding (1997) au precizat că plasmodesmele sunt complexe dinamice care pot modula transportul proteinelor şi acizilor nucleici. Transportul este selectiv şi nu se realizează printr-un simplu proces de difuziune. Legarea proteinelor de compuşi ai plasmodesmei determină dilatarea canalelor de transport, care permit trecerea unor substanţe cu greutatea moleculară de 5–20 kDa, iar moleculele de actină şi de miosină, dispuse helicoidal în jurul desmotubulului, se pare că transportă activ proteinele.

Viteza de transport a substanţelor prin plasmodesme este de aproximativ 18 cm/h, iar debitul este de 0,02 m^3/s (Robards şi Clarkson, 1976).

Plasmodesmele asigură transportul pe cale simplasmică, prin difuziune, al ionilor şi al unor substanţe organice cu greutatea moleculară între 800 Da (Gunning şi Robards, 1976) şi 1 000 Da (Ding, 1997). Transportul ionilor se realizează, mai ales, prin citoplasma din jurul desmotubulului, iar prin interiorul acestuia sunt transportate proteinele sau glicolipidele provenite din reticulul endoplasmatic şi în unele cazuri ioni. Rezultă deci că prin plasmodesme se realizează atât legătura structurală, cât şi cea funcţională dintre celule, prin transportul pe cale simplasmică.

Ectodesmele care străbat pereţii exteriori ai celulelor epidermice constituie calea de transport a precursorilor cutinei şi a cerurilor epicuticulare, precum şi a vaporilor de apă eliminaţi pe cale cuticulară.

1.1.2. Membranele plasmatice

Membranele plasmatice sunt reprezentate prin plasmalemă şi tonoplast care limitează la exterior citoplasma, respectiv vacuola, pe care o separă de citoplasmă.

Aceste două membrane plasmatice se aseamănă din punct de vedere structural, dar se deosebesc prin faptul că densitatea şi permeabilitatea tonoplastului este mai mică comparativ cu a plasmalemei.

În legătură cu structura membranelor plasmatice, există mai multe ipoteze. Dintre acestea, ipoteza elaborată de Singer şi Nicolson (1972), cunoscută sub denumirea "ipoteza mozaicului fluid", presupune că membranele plasmatice sunt alcătuite dintr-un strat dublu de fosfolipide, ce constituie o matrice fluidă, lichid-cristalină, în care sunt incluse proteinele membranale globuloase.

Acest model poate explica în mod corespunzător structura, transportul ionilor prin membrane, a substanţelor liposolubile, precum şi alte proprietăţi ale membranelor. Astfel, această ipoteză poate să explice conţinutul proteic diferit pe unitatea de suprafaţă a membranei, diferenţele de grosime a membranelor, asimetria acestora (pe cele două feţe ale membranei pot fi găsite proteine de diferite tipuri), precum şi mişcarea moleculelor proteice.

În conformitate cu ipoteza mozaicului fluid, membranele lipoproteice sunt alcătuite din molecule de lipide polare orientate cu grupările hidrofile spre exterior şi cu lanţul acil nepolar, hidrofob, spre mijlocul acestui bistrat. Lipidele polare au proprietatea de a se organiza singure în mediul apos, datorită interacţiunilor hidrofile termodinamice care au loc între părţile polare ale lipidelor membranale (Lieberman, 1983). Lipidele membranale sunt fosfogliceride, adică sunt esteri ai glicerolului cu acizii graşi şi cu acidul fosforic, care, la rândul său, este esterificat cu un aminoalcool, aminoacid sau cu inozitol. Acidul gras ce constituie grupul acil determină starea lichid-cristalină a fosfogliceridelor.

Dintre acizii graşi, cei mai răspândiţi în fosfolipidele membranale sunt acizii linoleic şi linolenic. Cu cât gradul de saturare a acizilor graşi este mai mare, cu atât se produce mai uşor schimbarea de fază, de la lichid-cristalin la gel, sub influenţa temperaturilor coborâte pozitive. Acest proces determină scăderea permeabilităţii membranelor plasmatice şi a organitelor celulare cu circa 60 %.

În tilacoidele cloroplastelor predomină galactolipidele (monogalactozil glicerol, digalactozil glicerol, digalactozildiacetil glicerol) şi sulfolipidele. În celelalte membrane ale organitelor celulare predomină fosfolipidele (fosfatidilcolină şi fosfatidildietanolamină). Alături de acestea se mai pot găsi glicolipide şi steroli.

În procesul de biosinteză a lipidelor membranale, cooperează mai multe organite celulare. În cloroplast are loc biosinteza acizilor graşi cu C_{16} şi C_{18}, care sunt transportaţi în citoplasmă şi apoi în reticulul endoplasmatic neted, sub formă acilată, legaţi de o proteină. În reticulul endoplasmatic neted are loc interconversia acizilor graşi, esteri-

ficarea glicerolului şi biosinteza unor lipide ca linalenoil fosfatidilcolina şi linalenoil galactolipide (Moore şi colab., 1979). Aceste substanţe se acumulează în canaliculele reticulului endoplasmatic neted care formează o veziculă transportoare ce le poartă prin citoplasmă până la membranele plasmatice, unde sunt eliberate şi încorporate în structura acestora.

Printre moleculele de fosfolipide se găsesc molecule de glucide ca: galactoză, glucoză, fructoză, manoză etc., care se asociază printr-o legătură glicozidică de hidroxilul serinei, treoninei sau al asparaginei (Streck şi Fox, 1972).

Alături de glucide, în bistratul fosfolipidic se găsesc proteine globulare care sunt legate prin aminoacizii hidrofobi de lanţul acil lipidic şi prin aminoacizii hidrofili, de extremitatea hidrofilă a acestora (Tanford, 1986). Proteinele se pot deplasa pe verticală în bistratul de fosfolipide, în timp ce fosfolipidele pot executa numai mişcări laterale (Stein,1986).

La suprafaţa membranei se află proteine periferice (extrinseci), care sunt uşor dislocate de pe membrane şi reprezintă circa 20–30 % din proteinele membranale (Singer, 1974).

Moleculele proteice intrinseci pot fi acoperite complet de cele două straturi lipidice sau numai parţial *(Fig. 1.5)*. În funcţie de rolul fiziologic pe care îl îndeplinesc proteinele membranale, acestea pot fi:

- protein-enzime legate de membrane;
- proteine receptoare pentru excitaţii mecanice, presiune, lumină sau excitaţii chimice (receptorii hormonali);
- proteine transportoare pentru substanţe hidrofobe, ioni sau compuşi organici cu greutate moleculară mică (ex. zaharoza).

Rubinştein şi Luster (1993) menţionează că în membranele plasmatice se mai găsesc: citocromi, flavone, flavoproteine şi chinone, cu rol oxidoreducător. Citocromul P 450 şi produsul de biodegradare a acestuia P 420, din familia citocromului b, catalizează reacţii de oxidare implicate în sinteza fenolilor, sterolilor membranali, hormonilor, fitoalexinelor şi terpenelor.

O componentă esenţială a membranelor este calciul, care asigură stabilitatea membranelor. Calciul activează în acelaşi timp şi pompele de protoni, modificând potenţialul de membrană, ceea ce determină deschiderea canalelor electrovoltaice şi constituie un important mesager biochimic secundar. Un alt efect important al calciului este cel de stimulare a activităţii unor enzime, prin formarea complexului

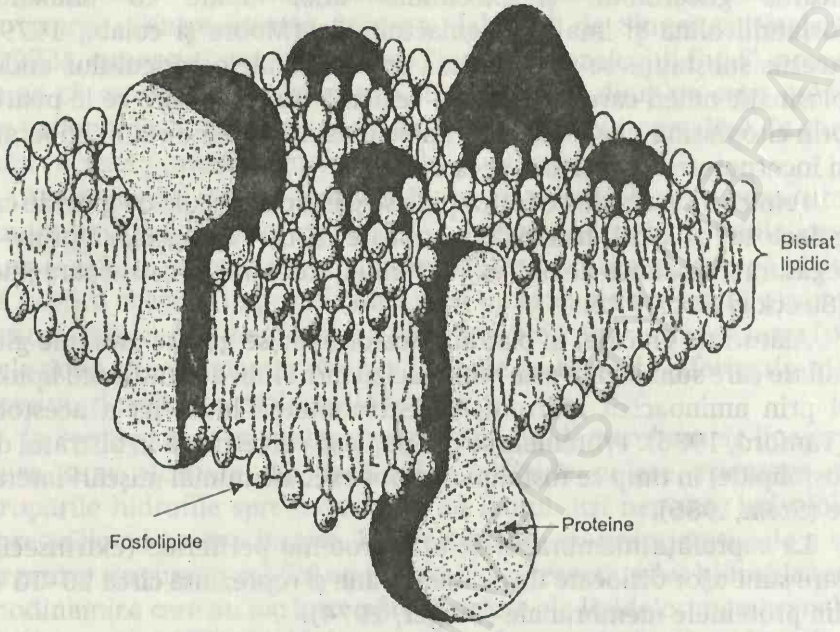


Fig. 1.5. Structura membranelor plasmatice

calmodulin-calciu. Mecanismul de acţiune a calciului nu este încă bine precizat.

Formarea plasmalemei are loc în timpul diviziunii celulare, concomitent cu formarea peretelui celular, în timp ce tonoplastul se formează în urma unirii micilor vacuole din celulele meristematice. Formarea membranelor plasmatice şi creşterea lor în dimensiuni implică un proces complex de biosinteză "de novo", în care sunt utilizate lipidele provenite din reticulul endoplasmatic neted, proteinele sintetizate în reticulul endoplasmatic rugos, glucidele provenite din citoplasmă; precum şi un proces de încorporare a fragmentelor de membrane provenite din veziculele golgiene şi din cele ale reticulului endoplasmatic neted şi rugos.

Transportul prin membrane

Membranele plasmatice sunt semipermeabile datorită interiorului hidrofob al bistratului lipidic, care constituie o barieră pentru cele mai multe molecule polare hidrosolubile, dar permit trecerea apei.

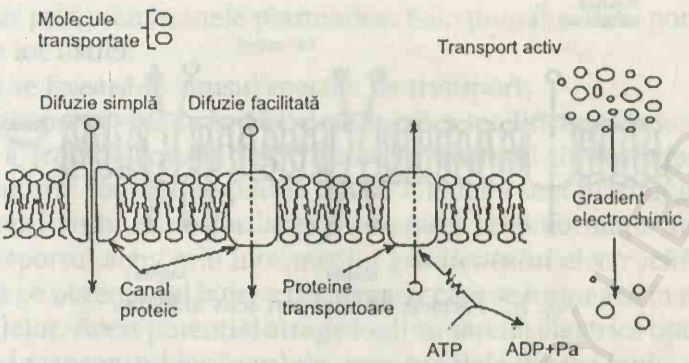


Fig. 1.6. Transportul substanţelor prin membranele plasmatice

Transportul apei se realizează direct prin bistratul de fosfolipide, printr-un proces de osmoză, dinspre soluţia mai diluată spre cea mai concentrată. Recent, Stendle şi Henzler (1995) au precizat că transportul rapid al apei, pe cale pasivă, se poate realiza şi prin canalele de apă, care au diametrul de 0,3–0,4 nm (diametrul moleculelor de apă este de 0,28 nm). Autorii menţionează că este dificil să se aprecieze cum se va schimba conceptul despre osmoză în urma aceastei descoperiri.

Transportul substanţelor dizolvate se poate realiza pe cale pasivă prin difuziune simplă sau facilitată prin canalele de ioni şi pe cale activă cu participarea transportorilor proteici (pompe de ioni) sau pe baza gradientului electrochimic *(Fig. 1.6.)*.

Transportul prin membrane al substanţelor organice şi minerale, cu greutate moleculară mică (ex. anioni), se poate face şi în mod pasiv prin procesul de ***difuziune simplă***. Acest proces are loc în cazul a două soluţii puse în contact direct, iar substanţele dizolvate sunt transportate din zona cu concentraţie mai mare spre cea cu concentraţie mai mică. Difuziunea se datoreşte energiei cinetice a moleculelor, iar viteza de difuziune este dependentă de mărimea şi masa lor, de concentraţia soluţiilor şi de temperatură.

Difuziunea simplă se realizează prin canale proteice prin care soluţiile existente pe cele două feţe ale membranelor ajung în contact direct. Canalele proteice sunt închise, iar deschiderea lor se înfăptuieşte prin scăderea potenţialului de membrană. Debitul de transport prin canalele de ioni este de 10^8 ioni/secundă, fiind mai mare cu 10^3, comparativ cu cel realizat de transportul activ.

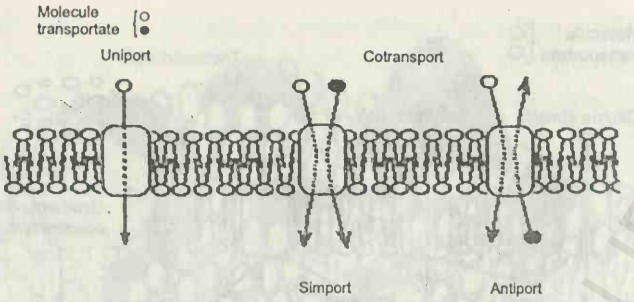


Fig. 1.7. Formele de transport activ al ionilor

Transportul potasiului se efectuează prin două tipuri de canale, unul pentru intrare şi altul pentru ieşire. Deschiderea canalelor pentru intrarea potasiului se realizează când potenţialul bioelectric este mai mare de –100 mV, iar deschiderea celor pentru ieşire are loc când potenţialul de membrană scade sub – 40 mV (Hedrich şi Schroeder, 1989).

Canalele pentru calciu prezintă o importanţă deosebită din punct de vedere fiziologic. Depolarizarea membranelor determină deschiderea canalelor şi penetrarea calciului în celulă, unde are rol de mesager secundar şi activator pentru unele enzime sub forma complexului calmodulin-calciu.

O altă formă de transport pasiv este cel prin ***difuziune facilitată***, realizat cu ajutorul unor proteine transportoare care leagă în mod reversibil moleculele ce urmează a fi transportate şi le transferă prin canalele proteice. În partea opusă a canalului molecula este eliberată, iar proteina reface circuitul.

Transportul activ prin membranele plasmatice se realizează cu consum de energie, cu participarea proteinelor transportoare şi are loc în sensul gradientului de concentraţie.

Transportul moleculelor polare, cum sunt ionii, glucidele, aminoacizii, nucleotidele şi numeroşi metaboliţi se face cu ajutorul transportorilor proteici membranali. Aceste substanţe pot transporta un singur compus chimic într-o singură direcţie, transport care este cunoscut sub denumirea de ***uniport***. În cazul în care sunt transportate simultan două substanţe, se poate vorbi de un ***cotransport*** *(Fig. 1.7.)*. Transportul acestor două substanţe se face în acelaşi sens ***simport*** sau în direcţii opuse — ***antiport***.

Proteinele transportoare denumite şi ***pompe de ioni*** utilizează energia rezultată din hidroliza ATP-ului pentru transportul sub-

stanţelor prin membranele plasmatice. Funcţionarea unei pompe de ioni are loc astfel:

- ionul se fixează în situsul specific de transport;
- energia provenită de la ATP determină o modificare conformaţională a transportorului (ex. rotirea în bistratul de fosfolipide) şi transportul ionului pe partea opusă a membranei plasmatice; eliberarea ionului, defosforilarea şi revenirea la conformaţia iniţială.

Transportul activ prin intermediul ***gradientului electrochimic*** se bazează pe potenţialul bioelectric negativ care se formează în interiorul celulelor. Acest potenţial atrage ionii cu sarcini electrice opuse, favorizând transportul lor în celule, prin canalele pentru ioni.

Unele substanţe ca lecitina, acizii graşi şi cardiolipina pot funcţiona ca ***ionofori***. Aceste substanţe formează cu ionii compuşi organominerali, solubili în lipide, care pot străbate membranele plasmatice pe baza gradientului electrochimic.

Un tip aparte de transport îl constituie ***pinocitoza***, care constă în formarea unor evaginaţii ce dau naştere veziculelor numite *pinocite*. Veziculele cuprind diverşi compuşi chimici care sunt puşi în libertate la exteriorul sau la interiorul plasmalemei şi al tonoplastului. Un astfel de exemplu îl constituie transportul antocianilor din citoplasmă în sucul vacuolar, prin tonoplastul celulelor din petalele florilor de gerbera, sau a uleiurilor eterice prin tonoplastul celulelor din fructele citrice.

În mod similar sunt transportate prin plasmalemă şi substanţele din veziculele transportoare golgiene în spaţiul dintre aceasta şi peretele celular.

Low şi Chandra (1994) citează pe Steer care menţionează că în plantele superioare endocitoza are loc la nivelul întregii plasmaleme într-un ritm de una la 10 minute, în funcţie de viteza de creştere a celulelor. Samuels şi Bisalputra (1990) au estimat că suprafaţa veziculelor secretoare depăşeşte de 8 ori suprafaţa plasmalemei, iar exocitoza intensă este însoţită de endocitoză.

Proprietăţile membranelor plasmatice

Principalele proprietăţi ale membranelor plasmatice , cu implicaţii în fiziologia celulei sunt: permeabilitatea şi potenţialul de membrană.

Permeabilitatea este selectivă şi reprezintă însuşirea membranelor de a permite trecerea moleculelor de apă printr-un proces de

osmoză, opunându-se trecerii substanţelor dizolvate, care pot fi transportate numai cu ajutorul transportorilor proteici.

Permeabilitatea plasmalemei este dificil de determinat, datorită faptului că citoplasma celulelor este interconectată prin intermediul plasmodesmelor. Din această cauză deseori permeabilitatea membranelor plasmatice se măsoară indirect. Ţesuturile plantelor se imersează în apă distilată, după care se măsoară conductibilitatea electrică a acesteia după 10 minute şi după 3,5 ore. Prima determinare corespunde cu cantitatea electroliţilor difuzaţi din apoplast, în apa distilată, iar a doua cu electroliţii difuzaţi din celule, prin membranele plasmatice.

Permeabilitatea membranelor plasmatice are valori mai mari în cazul celulelor tinere şi al celor din seminţele uscate aflate în repaus vegetativ. Celulele mature au cea mai mică permeabilitate a membranelor plasmatice, corelată cu o selectivitate mai mare a acestora la transportul electroliţilor. În perioada de trecere la senescenţă, valoarea permeabilităţii membranelor plasmatice creşte foarte mult, ca urmare a deteriorării ultrastructurii sub acţiunea a trei factori:

- activitatea fosfolipazelor care determină descompunerea fosfolipidelor din membranele plasmatice, ceea ce conduce la creşterea permeabilităţii acestora;
- etilena, hormonul de maturare al plantelor determină creşterea permeabilităţii membranelor plasmatice;
- peroxidarea lipidelor membranale în prezenţa peroxizilor reprezintă cel de-al treilea factor ce conduce la creşterea permeabilităţii membranelor plasmatice.

Creşterea permeabilităţii membranelor plasmatice are importante implicaţii fiziologice: favorizează contactul dintre enzimele din citoplasmă şi substanţele din vacuole, stimulează procesele oxidative şi brunificarea ţesuturilor.

Potenţialul de membrană este determinat de distribuţia neuniformă a ionilor, de o parte şi de alta a membranelor plasmatice. Ca urmare celulele se comportă ca un acumulator generând un potenţial bioelectric de –70 mV... –170 mV. Valoarea potenţialului de membrană este mai mică în celulele tinere care au un conţinut mare de apă şi scăzut de ioni. Valoarea maximă se realizează la maturitate, când concentraţia de ioni este mai mare, iar transportul activ mai intens. Creşterea permeabilităţii membranelor plasmatice şi biodegradarea lor în faza de senescenţă determină scăderea diferenţei de concentraţie de o parte şi de alta a membranelor şi ca urmare a valorii

potenţialului bioelectric celular. În final, când are loc ruperea membranelor plasmatice, se produce o depolarizare, iar potenţialul bioelectric devine pozitiv.

Membranele plasmatice au numeroase *funcţii fiziologice*:

- Prin transportul activ al ionilor determină şi menţin o concentraţie mai mare de substanţe minerale în simplast comparativ cu apoplastul, generând astfel potenţialul bioelectric şi potenţialul osmotic.
- Asigură compartimentarea celulară separând soluţiile din apoplast, citoplasmă şi vacuolă.
- Menţin homeostaza, adică parametrii fiziologici celulari. Astfel, membranele plasmatice sunt implicate în menţinerea concentraţiei ionilor de hidrogen, adică a valorii pH-ului, a concentraţiei calciului din citosol şi a concentraţiei substanţelor osmotic active din vacuolă etc. prin intermediul diferitelor tipuri de transportori.
- Plasmalema are permeabilitate mai mare şi contribuie la transportul apei, ionilor şi al compuşilor organici cu greutate moleculară mică, între apoplast şi simplast.
- Tonoplastul asigură transportul substanţelor secundare şi al ionilor în vacuolă. Prin transportul activ al ionilor, tonoplastul reglează turgescenţa celulelor, închiderea şi deschiderea stomatelor, mişcările organelor plantelor (seismonasti, tigmonasti) etc. De tonoplast se leagă numeroase enzime care catalizează reacţiile de biosinteză a etilenei, de transformare a unor glucide, cât şi a unor metaboliţi care sunt depozitaţi în vacuolă şi are un important rol în transportul prin pinocitoză.

1.1.3. Citoplasma

Citoplasma este alcătuită dintr-o masă coloidală, translucidă, hialină, în care se găsesc organitele celulare şi una sau mai multe vacuole.

Spre exterior, citoplasma este mai vâscoasă, iar plasmalema o delimitează de peretele celular.

Din punct de vedere structural, citoplasma este alcătuită din lanţuri polipeptidice care se unesc prin punţi de hidrogen, forţe Van der Waals, legături de valenţă heteropolare şi homeopolare, care formează o structură fină sub forma unei reţele. În ochiurile acestei reţele se află o soluţie apoasă de glucide solubile, substanţe minerale, aminoacizi etc., care formează un sistem de dispersie, unde apa re-

prezintă faza dispersantă, iar toate celelalte particule reprezintă faza dispersată.

După Macovski (1972), citoplasma este alcătuită dintr-o soluţie care are o structură moleculară şi din substanţe integrate într-o biostructură. Integrarea moleculelor diferitelor substanţe în biostructură necesită un aport de energie, datorită căreia citoplasma încetează a se comporta ca molecule, acestea devenind componente ale biostructurii. O dată cu moartea celulei, biolegăturile se desfac, sunt eliberate componentele biostructurii care redevin molecule.

Citoplasma celulelor eucariote are un citoschelet alcătuit din microfilamente de actinomiozină (Haupt şi Feinlein,1979), care se găsesc în legătură cu microtubulii aşezaţi cap la cap.

Microfilamentele sunt alcătuite din două tipuri de proteine: actină şi miozină. Actina este formată din două lanţuri polimerizate de monomeri, cu diametrul de 2 μ şi care formează o moleculă polară, între care se află molecula de miozină. Microfilamentele care au proprietăţi contractile asigură elasticitatea citoscheletului şi prin contracţia acestora se realizează deplasarea citoplasmei, respectiv, curenţii citoplasmatici (Allen, 1980; Kamiya, 1981; Williamson şi Ashley, 1982).

Microtubulii au diametrul de 23–35 nm şi au o rigiditate de circa patru ori mai mare decât cea a microfilamentelor de actinomiozină, ceea ce conferă citoscheletului o rezistenţă mai mare. Microtubulii sunt compuşi din câteva sute sau mii de subunităţi globulare de α- şi β-tubulină cu greutatea moleculară de 50 kDa, aranjate în 13 coloane, numite *profilamente*. Prin polimerizarea acestor molecule de tubulină se formează microtubulii.

Microtubulii şi microfilamentele alcătuiesc un sistem dinamic care se poate descompune în părţi componente. Asamblarea şi dezasamblarea componentelor citoscheletului sunt influenţate de concentraţia substanţelor libere şi legate, precum şi de conţinutul de calciu din citoplasmă. Observaţiile efectuate la microscopul electronic au relevat unele legături ale microtubulilor cu plasmalema, ceea ce conferă o oarecare stabilitate scheletului. Această structură permite modificarea citoscheletului, dar totodată permite şi mişcarea citoplasmei şi organitelor celulare. Modificarea ultrastructurii citoscheletului poate să influenţeze polaritatea, creşterea, secreţia, deplasarea organitelor, diviziunea celulară etc.

Citoplasma prezintă mişcări circulare în jurul vacuolei, cunoscute sub denumirea de *curenţi citoplasmatici*. Aceste mişcări se datorează

contracţiei microfilamentelor de actinomiozină. În timpul acestui proces, moleculele de miozină se deplasează în lungul filamentelor de actină, cu consum de energie, care provine de la ATP.

Pe suprafaţa coloizilor citoplasmatici sunt reţinute prin adsorbţie enzime, ioni, alte substanţe cu diferite roluri în procesul de metabolism.

Principalele proprietăţi ale citoplasmei sunt:

Conductibilitatea electrică care reprezintă proprietatea electroliţilor de a transporta electronii prin celule.

Conductibilitatea electrică a celulelor variază în cazul legumelor între 227 μS/cm în rădăcinile de *Daucus carota* şi 727 μS/cm în tuberculii de *Solanum tuberosum* (Burzo, 1987).

Valoarea conductibilităţii electrice a membranelor plasmatice este relativ scăzută şi variază, după Findlay şi Hope (1976), între 0,5 şi 20 S/m^2.

Factorii care determină creşterea permeabilităţii membranelor plasmatice: etilena, lezarea mecanică a celulelor sau de către microorganismele parazite, îngheţul, intrarea în vegetaţie etc. determină şi creşterea conductibilităţii electrice a ţesuturilor. Valoarea conductibilităţii electrice a ţesuturilor scade în seminţele şi mugurii care intră în repausul vegetativ, precum şi în legumele şi fructele sensibile la frig, expuse la temperaturi critice (0 °C, 7 °C). În acest ultim caz, lipidele membranale suferă o schimbare de fază prin trecerea de la sol la gel, ceea ce inhibă transportul electroliţilor care sunt purtătorii sarcinilor electrice.

pH-ul citoplasmei este determinat de concentraţia ionilor de hidrogen şi în cazul plantelor de *Zea mays* are valoarea cuprinsă între 6,8 şi 7,0.

Valoarea pH-ului scade în timpul zilei, când predomină procesul de fotosinteză, datorită asimilării dioxidului de carbon care este transportat sub formă de HCO_3^-. Noaptea, când predomină procesul de respiraţie, se produce creşterea valorii pH-ului. Kurdjan şi Guern (1989) au constatat că anaerobioza scade valoarea pH-ului cu 0,4 – 0,8 unităţi, iar creşterea temperaturii rădăcinilor plantelor de porumb de la 4 °C la 28 °C determină acidifierea citoplasmei cu 0,5 unităţi.

Variaţia pH-ului este în general mică, datorită prezenţei în citoplasmă a unor substanţe-tampon şi a funcţionării pompelor de protoni: H^+ – pirofosfatază din tonoplast şi H^+– ATP-ază , Na – H^+ antiport şi K – H^+ antiport, din plasmalemă.

Potenţialul oxidoreducător indică sensul reacţiilor biochimice în care are loc cedarea sau primirea de electroni, adică caracterul lor oxidant sau reducător. Aceste două reacţii sunt reversibile. Degradarea substanţelor organice se face prin procese de oxidare, în timp ce biosinteza lor este asociată cu reducerea unor compuşi celulari.

Procesele redox constau din fosforilări şi defosforilări, carboxilări şi decarboxilări, hidratări şi deshidratări, aminări şi dezaminări etc., care sunt catalizate de enzime.

Valorile potenţialului redox indică natura reacţiilor biochimice; astfel, valorile mai mici evidenţiază existenţa unor reacţii reducătoare, în timp ce valorile mari indică reacţii de oxidare.

Citoplasma reprezintă o structură dinamică în care proteinele suferă un proces permanent de biodegradare şi de biosinteză. Aproximativ 50 % din proteinele citoplasmatice se reînnoiesc în 2–4 zile, iar după Davies (1982), după 5–8 zile.

Principalele procese fiziologice şi biochimice care au loc în citoplasmă sunt următoarele:

- Citoplasma asigură deplasarea organitelor celulare (ex. mitocondrii, plastide, sferozomi, vezicule proteice etc.) în interiorul celulei. Veziculele transportoare sunt fixate de proteinele citoplasmatice motoare: dineină şi kinesină care le transportă în lungul microtubulului, în funcţie de polaritatea acestuia, dineina de la capătul "+" spre cel "–" , iar kinesina de la "–" la "+".
- Curenţii citoplasmatici asigură transportul substanţelor de la un organit la altul, al substanţelor secundare spre vacuolă, al oxigenului şi dioxidului de carbon spre organite sau spre mediul ambiant etc.
- Citoplasma asigură şi transportul substanţelor de la o celulă la alta pe cale simplasmică, prin plasmodesme.
- Citoplasma reprezintă în acelaşi timp şi mediul în care au loc numeroase reacţii de biosinteză şi biodegradare. Astfel:

– în citoplasmă se desfăşoară procesul de biosinteză a glucozei, fructozei şi zaharozei din triozofosfaţi, precum şi biodegradarea acestora până la acid piruvic, prin ciclul glicolitic. Tot aici se desfăşoară şi ciclul pentozofosfat;

– în citoplasmă are loc interconversia aminoacizilor, biodegradarea aminoacizilor prin dezaminare, iar în prezenţa ribozomilor are loc procesul de biosinteză a substanţelor proteice;

– citoplasma este situsul de biosinteză a unor vitamine şi a numeroase substanţe volatile care participă la formarea aromelor, precum şi a unor substanţe secundare;
– în citoplasmă se produce, de asemenea, biosinteza monomerilor şi a dimerilor ce intră în compoziţia antocianilor.

1.1.4. Organitele celulare

Organitele celulare se găsesc dispersate în citoplasmă şi au funcţii fiziologice diferite.

Nucleul

Nucleul prezent la eucariote reprezintă centrul de coordonare a proceselor vitale, care au loc la nivel celular. Este organitul cu cele mai mari dimensiuni: 5–50 μ. Are formă sferică şi este delimitat la exterior de o membrană dublă lipoproteică, care prezintă numeroşi pori cu diametrul de 30–70 mμ *(Fig. 1.8.)*. La cele două capete ale porilor se găsesc două inele, care au la marginea lor internă câte 8 granule şi câte o granulă centrală, fixată de marginea porilor cu 5 filamente fine. Porii asigură comunicarea dintre nucleu şi citoplasmă şi permite trecerea moleculelor cu diametrul de până la 10 nm.

Membrana nucleară continuă cu membrana reticulului endoplasmatic, iar pe faţa externă a membranei nucleare sunt fixaţi un număr mare de ribozomi (peste 10 000).

Membrana nucleară reprezintă un sistem dinamic şi anume, ea dispare în timpul diviziunii celulare şi se formează din nou la suprafaţa celor două nuclee formate. De asemenea, numărul şi mărimea porilor creşte în timpul perioadelor cu activitate metabolică intensă şi scade în timpul perioadei de repaus. Interiorul nucleului cuprinde masa fundamentală numită *carioplasmă*, care conţine 80 % proteine, 5 % fosfolipide, 10 % ADN, 3,7 % ARN şi 1,3 % ioni. În carioplasmă se găseşte *cromatina*, care are o structură granulară şi este alcătuită din ADN, histone, proteine acide şi

Fig. 1.8. Nucleu

o cantitate mică de ARN. Histonele datorită încărcăturii lor electrice pozitive se leagă de grupările fosfat negative ale ADN-ului, stabilizând structura acestora.

Acizii nucleici sunt alcătuiţi din lanţuri de nucleotide, fiecare fiind format din baze azotate (adenină, guanină, citozină şi timină), pentoze (riboza sau dezoxiriboza), acidul nicotinic şi citochinine. Bazele azotate din ADN alcătuiesc două lanţuri paralele asemănătoare cu un dublu helix în care adenina dintr-un lanţ are în faţă tiamina, iar guanina este opusă citozinei.

ADN-ul se biosintetizează numai în interfază şi se menţine relativ constant, în timp ce ARN-ul se biosintetizează în permanenţă.

În timpul diviziunii celulare cromatina alcătuită din ADN se fragmentează formând cromozomii. Aceştia sunt alcătuiţi din două jumătăţi numite *cromatide*, unite prin centromer şi sunt formaţi din segmente denumite *gene*, care codifică caracterele ereditare.

Principalele funcţii fiziologice ale nucleului :

- Membrana nucleară controlează schimbul de substanţe dintre nucleu şi citoplasmă, prin intermediul porilor nucleari.
- Formarea cromozomilor, din cromatina nucleară, asigură transmiterea informaţiei genetice la urmaşi.

Enzima ARN-polimerază catalizează ruperea legăturilor de hidrogen dintre cele două catene ale ADN-ului, determinând separarea lor între o genă iniţiator şi o genă denumită "terminator". Catena separată de ADN formează ARN-ul, iar ADN-ul îşi reface fragmentul care s-a desprins. Aproximativ 5 % din ARN-ul produs în nucleu este ARNm. 10–15 % ARNt şi 70–80 % ARNr.

ARNm traversează membrana nucleară prin pori şi, ajuns în citoplasmă, se fixează pe suprafaţa poliribozomilor unde codifică sinteza proteinelor.

- Nucleul coordonează funcţiile vitale ale celulei, constituind totodată centrul cinetic care declanşează diviziunea celulară.

În carioplasmă se găsesc unul sau mai mulţi *nucleoli*. Aceştia au o formă sferică sau eliptică şi sunt lipsiţi de o membrană proprie. În alcătuirea lor, se observă patru zone distincte: fibrilară, granulară, vacuolară şi amorfă. Nucleolii participă la sinteza proteinelor nucleare (histone), a proteinelor ribozomale şi a ARN-ului ribozomal. Se consideră că nucleolul are o importanţă vitală, întrucât celulele care şi-au pierdut nucleolul nu pot supravieţui.

Plastidele

Totalitatea plastidelor dintr-o celulă formează plastidomul celular care este alcătuit din: leucoplaste, cromoplaste, cloroplaste şi amiloplaste.

Plastidele se formează din *proplastidele* existente în celulele meristematice. Acestea au aspectul unor vezicule cu diametrul de 0,5–1,5 μm, care sunt delimitate de o membrană dublă lipoproteică, iar la interior se găsesc câteva vezicule *(Fig. 1.9.)*.

În timpul diviziunii celulare, proplastidele trec din celula-mamă în celulele-fiice, iar creşterea numărului lor se realizează prin diviziune. Numărul proplastidelor diferă în funcţie de specie şi organ. Astfel, în celulele meristemelor radiculare de la *Pisum sp.* se găsesc între 10 şi 20 proplastide.

Fig. 1.9. Proplastide

Din proplastide se formează celelalte tipuri de plastide existente în celulele vegetale. În timpul formării plastidelor, veziculele din proplastide se aranjează în câteva straturi şi dau naştere tilacoidelor, al căror număr variază în funcţie de tipul de plastid (Murakami, 1991), iar în cadrul sistemului de membrane se diferenţiază în continuare granele. Acest proces este însoţit de biosinteza şi includerea în membrane a lipidelor, proteinelor şi a clorofilei. La interiorul plastidelor se găseşte substanţa fundamentală, stroma, în care se găsesc ribozomi şi uneori plastoglobuli şi granule de amidon.

Cloroplastele au formă ovală, sferică sau lenticelară, iar numărul lor variază între 20 şi 100/ celulă. La exterior cloroplastele sunt delimitate de o membrană dublă lipoproteică, iar la interior se găseşte masa fundamentală numită *stromă*, în care se află ribozomi care participă la biosinteza proteinelor specifice cloroplastului.

Membrana externă este prevăzută cu un mare număr de pori care au suprafaţa de 30–40 nm^2. Membrana internă a cloroplastului este mai puţin permeabilă comparativ cu cea externă, este lipsită de pori, dar poate fi străbătută de molecule de trioze şi aminoacizi. Membrana internă formează pliuri pe direcţia axului longitudinal al cloro-

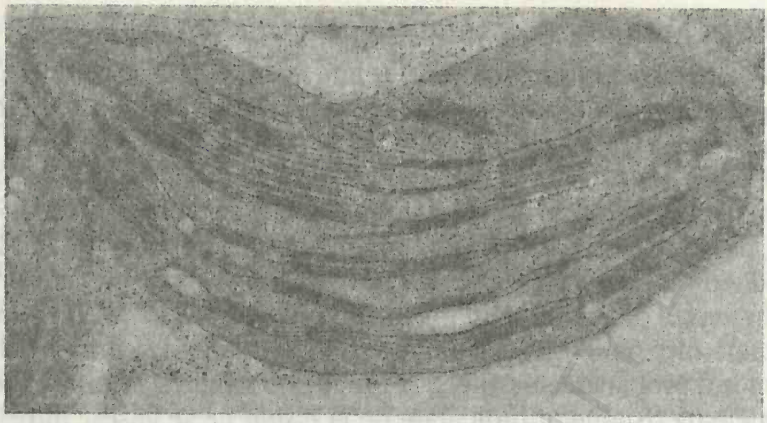


Fig. 1.10. Cloroplast

plastului, numite *tilacoide*, între care se găsesc formaţiuni sub formă de disc, *saculi granali*. Aceşti saculi granali se suprapun în număr de doi până la opt, ca monedele într-un fişic formând un granum, iar toate aceste unutăţi granum alcătuiesc grana cloroplastului *(Fig. 1.10.)*.

Într-un cloroplast se găsesc 40–60 de grane, iar suprafaţa tilacoidelor este mai mare de 500 de ori comparativ cu suprafaţa membranei externe. Legăturile dintre tilacoidele granale se realizează prin intermediul tilacoidelor stromei.

Între membrana externă şi cea internă a cloroplastelor se află un spaţiu denumit *lumen*.

La cloroplastele plantelor cu tipul fotosintetic C_4 membrana internă formează evaginaţii sub formă de tuburi, iar cloroplastele celulelor din celulele mezofilului din frunzele de *Zea mays* au un număr redus de grane sau sunt lipsite de ele.

Tilacoidele au structura caracteristică a membranelor plasmatice: un bistrat de fosfolipide în care se găsesc substanţe transportoare de electroni, pompe de protoni, antene fotoreceptoare şi centre de reacţie, care alcătuiesc două fotosisteme în care se desfăşoară faza de lumină a fotosintezei. În tilacoidele stromei este localizat fotosistemul I şi H^+– ATP-aza, iar în tilacoidele granale se află fotosistemul II şi pompa de protoni.

În stroma cloroplastelor se desfăşoară faza de întuneric (enzimatică) a fotosintezei. Stroma conţine substanţe organice şi minerale deosebit de importante pentru activitatea fiziologică a cloroplastului, dintre care se pot menţiona: proteine, lipide, glucide, caroten,

Fig. 1.11. Cromo-amiloplast

xantofilă, ARN, ADN, ATP, NADP, vitaminele E şi K, apă, fier, mangan, cupru, zinc, magneziu, fosfor şi pirenoizi, particule cu diametrul de 10 nm care conţin ribulozo-1,5-difosfat carboxilază. Enzimele prezente în cloroplast participă la biosinteza glucidelor, protidelor, acizilor graşi, fosfolipidelor şi clorofilei. În cloroplast se găsesc şi enzimele care catalizează reacţiile de biodegradare a clorofilei (clorofilaze) şi a amidonului (amilaze).

În ţesuturile verzi expuse la întuneric, cloroplastele se transformă în **etioplaste** ce conţin protoclorofilide. Expunerea la lumină a ţesuturilor etiolate determină transformarea etioplastelor în cloroplaste. Acest proces implică recepţia luminii de către fitocrom, care determină expresia genelor ce codifică enzimele implicate în transformarea protoclorofilidelor în clorofilă.

Cloroplastele se pot transforma şi în amiloplaste sau în cromoplaste, între aceste tipuri de plastide existând numeroase forme intermediare, aşa cum sunt cloro-cromo-amiloplastele *(Fig. 1.11.)*.

Leucoplastele sunt plastide incolore care se găsesc în organele subterane ale plantelor şi în petalele florilor albe. Ele au o formă sferică sau eliptică, sunt delimitate la exterior de o membrană lipoproteică dublă, iar la interior se găseşte o masă fundamentală numită *stromă*, care conţine leucoantociani şi un număr redus de tilacoide. Leucoplastele pot fi transformate în plastide cu rol de depozitare a substanţelor de rezervă, aşa cum sunt amiloplastele care conţin granule de amidon.

Amiloplastele reprezintă plastide cu rol de depozitare. Sunt învelite de o membrană dublă şi conţin la interior un număr variat de granule de amidon. Aceste plastide se pot forma din proplastide, leucoplaste, dar şi din cloroplaste, în care caz se poate observa un

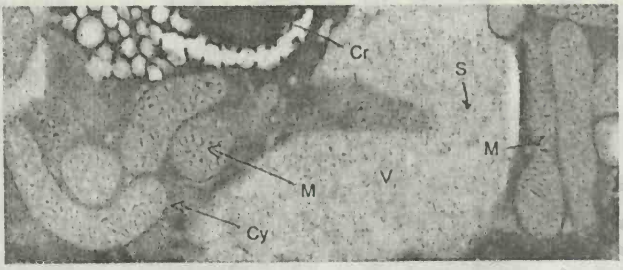


Fig. 1.12. Mitocondrii. M — mitocondrii; Cr — cromoplast; Cy — citoplasmă; S — substanţe electron dense; V — vacuolă

număr redus de tilacoide printre granulele de amidon. Aceste plastide de tranziţie sunt denumite *cloro-amiloplaste*.

Cromoplastele au o formă sferică sau alungită şi sunt delimitate la exterior de o membrană dublă lipoproteică. La interior conţin stroma şi un număr redus de tilacoide. Se găsesc, de asemenea, globule osmeofile (care se colorează în negru cu acid osmic) ce conţin lipide, precum şi plastoglobulii care conţin pigmenţi carotenoizi: caroten, licopen etc., pigmenţi ce conferă culoarea galbenă caracteristică pentru unele flori şi fructe.

În funcţie de structura lor, se deosebesc cromoplaste globulare, membranoase, tubulare şi cristaloide. Cromoplastele sunt considerate o etapă finală în dezvoltarea plastidelor.

Rolul fiziologic al plastidelor variază în funcţie de tipul acestora. În cloroplaste au loc:

- Procesul de fotosinteză în care din CO_2 şi H_2O, în prezenţa luminii şi a clorofilei, se sintetizează primii compuşi organici – *triozele*.
- Prima etapă a procesului de fotorespiraţie, prin care o parte din compuşii fotosintetizaţi sunt biodegradaţi cu producere de CO_2.
- Biosinteza proteinelor specifice cloroplastului. În prezenţa ribozomilor şi a genelor rbcL în stroma cloroplastelor se sintetizează polipeptidele L, din care împreună cu polipeptidele S, codificate de genele rbcS din ADN-ul nuclear şi sintetizate în citoplasmă, se sintetizează ribulozo-1,5-difosfat carboxilaza (Gutteridge şi Gatenby, 1995).
- Reducerea nitraţilor la NH_3, la unele specii vegetale, în prezenţa nitrat- şi nitritreductazei.
- Reducerea, în prezenţa ATP-ului, a sulfaţilor la sulfiţi şi legarea acestora de o-acetilserină, cu formarea de cistină.
- Biosinteza unor aminoacizi din cetoacizi şi amoniul rezultat din reducerea nitraţilor.

• Biosinteza acizilor graşi cu 16 şi 18 atomi de carbon, din acetil-CoA. Acest proces are loc în stroma cloroplastelor din frunze şi în proplastidele din seminţe şi rădăcini.

În cromoplaste se desfăşoară:

– biosinteza pigmenţilor carotenoizi, care se acumulează sub formă de plastoglobuli;
– biosinteza acizilor graşi, care se acumulează sub formă de granule osmeofile.

În amiloplaste are loc biosinteza amidonului şi biodegradarea acestuia până la glucoză.

Mitocondriile

Sunt organite celulare de formă ovală, cu lungimea de până la 30 μ, delimitate la exterior de o membrană dublă lipoproteică *(Fig. 1.12.)*. Membranele mitocondriale au fiecare grosimea de 5–7 nm şi între ele se găseşte un spaţiu de 10–20 nm.

Aceste organite au o oarecare autonomie funcţională şi din această cauză se consideră că prezenţa lor în celulă ar fi rezultatul unei simbioze cu bacterii primitive. Numărul mitocondriilor dintr-o celulă variază între 700 şi 1 000, în funcţie de starea fiziologică a acestora. În perioadele cu activitate fiziologică intensă, mitocondriile au posibilitatea să se înmulţească prin diviziune.

Membrana externă conţine proteine transportoare care permit trecerea moleculelor de dimensiuni mai mici, iar la tuberculii de cartof se găsesc pori cu diametrul exterior de 6 nm şi interior de 2–3 nm (Douce şi Day, 1985). Prin aceşti pori pot pătrunde în mitocondrii molecule de zaharoză şi ATP care au diametrul mai mic de 1 nm. Sunt transportate, de asemenea, şi alte substanţe cu greutatea moleculară mai mică de 10 kDa (Lutge, Kluge şi Bauer, 1992). Reglarea transportului substanţelor prin pori se realizează prin închiderea şi deschiderea lor la o diferenţă de potenţial de 20 mV.

Membrana internă mitocondrială este mai puţin permeabilă, adică mai selectivă decât cea externă, ca urmare a conţinutului ridicat de cardiolipine şi alte fosfolipide (Sebaneck, 1992), dar este impermeabilă pentru protoni. Membrana mitocondrială internă formează pliuri numite *criste*, orientate pe direcţia diametrului transversal al mitocondriilor, în care se găseşte lanţul de substanţe transportoare de electroni şi protoni şi are loc procesul de fosforilare oxidativă.

În interiorul acestui organit celular se află *matricea*, care are o structură asemănătoare cu cea a citoplasmei. În această matrice se găsesc ribozomi (10 nm diametru), acizi nucleici şi numeroase enzime. Mitocondriile conţin genomul lor propriu care codifică circa 10 % din proteinele mitocondriale (Durand, 1986). Restul proteinelor se biosintetizează în citoplasmă, într-o proporţie stoichiometrică (Keeing şi Strif, 1984), după care sunt transportate în mitocondrii.

Mitocondriile reprezintă centrele respiratorii ale celulei, deoarece în matricea mitocondrială sunt oxidaţi aerob, în ciclul Krebs, compuşii intermediari ai biodegradării substanţelor de rezervă. Intensitatea procesului de respiraţie este corelată pozitiv cu numărul mitocondriilor din celule şi cu suprafaţa membranelor interne care conţin enzimele respiratorii.

Mitocondriile nu au o repartiţie uniformă în celulă. Ele se deplasează cu ajutorul curenţilor citoplasmatici spre zonele unde cererea de energie este mai mare. De asemenea, mitocondriile pot fuziona sau se pot divide.

Funcţiile fiziologice ale mitocondriilor sunt multiple:

- În mitocondrii se desfăşoară etapa finală de biodegradare a substanţelor de rezervă, ciclul Krebs, din care rezultă energie, dioxid de carbon şi apă.
- Are loc etapa a treia a procesului de fotorespiraţie, în care din două molecule de glicină rezultă o moleculă de serină, una de dioxid de carbon şi una de amoniu.
- Se desfăşoară ciclul respirator alternativ, în care acidul piruvic este biodegradat fără producerea de energie biochimică.
- Are loc biosinteza unor proteine specifice mitocondriale în prezenţa ribozomilor din matricea mitocondrială şi a ARN-ului mitocondrial.
- În ciclul Krebs are loc biosinteza acizilor organici.
- În matricea mitocondrială se desfăşoară şi procesul de β-oxidare, prin care se biodegradează circa 10 % din acizii graşi din celule.
- În mitocondrii se desfăşoară o etapă intermediară a procesului de gluconeogeneză, prin care în seminţele oleaginoase, de exemplu, se biosintetizează glucide.

Mitocondriile pot să biosintetizeze acizi fosfatidici printr-o reacţie de acilare a glicerol-3-fosfatului (Mudd, 1980). Acest proces se desfăşoară în membranele mitocondriale interne şi externe.

Reticulul endoplasmatic

Este un organit celular alcătuit din canalicule, vezicule şi cisterne ultramicroscopice. Diametrul canaliculelor variază între 25 şi 100 nm, iar cel al veziculelor şi cisternelor, între 80 şi 200 nm. Reticulul endoplasmatic îşi modifică în permanenţă forma, dând naştere la noi canalicule şi vezicule, care apoi pot dispare *(Fig. 1.13.)*.

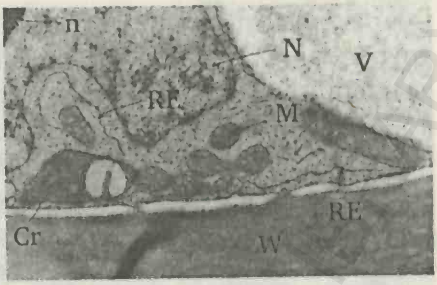


Fig. 1.13. Ultrastructura unei celule din fructul de ardei. RE — reticul endoplasmatic; M — mitocondrie; V — vacuolă; N — nucleu; Cr — cromoplast; W — peretele celular; n — nucleol

La exteriorul reticulului endoplasmatic se găseşte o membrană simplă, lipoproteică, care este străbătută de numeroşi pori.

Din punct de vedere structural, se deosebeşte *reticulul endoplasmatic rugos* (granular), situat în apropierea nucleului, şi *reticulul endoplasmatic neted*, situat spre complexul Golgi şi plasmalemă. Membrana reticulului endoplasmatic rugos se află în legătură cu membrana nucleară, asigurând continuitatea funcţională a spaţiilor interne ale celor două organite celulare. Pe suprafaţa reticulului endoplasmatic rugos, în dreptul porilor care străbat membrana, se găsesc ataşaţi poliribozomi, care sunt implicaţi în biosinteza proteinelor de rezervă şi a unor protein-enzime. Canaliculele reticulului endoplasmatic trec dintr-o celulă în alta, prin plasmodesme, asigurând legătura simplasmică dintre acestea.

Reticulul endoplasmatic conţine circa 100 enzime implicate în numeroase procese de biosinteză.

Principalele ***funcţii fiziologice*** ale reticulului endoplasmatic rugos constau în biosinteza proteinelor plastice din pereţii celulari, a proteinelor de rezervă, a unor protein-enzime.

Pe suprafaţa poliribozomilor de pe reticulul endoplasmatic rugos se fixează ARNm care codifică biosinteza proteinelor specifice. Moleculele de proteine care se formează pătrund prin pori în lumenul canaliculelor acestui organit celular. O parte din proteinele sintetizate în reticulul endoplasmatic rugos sunt transportate în complexul Golgi prin canalicule care asigură legături temporare sau prin intermediul unor vacuole transportoare, care se formează prin strangularea reticulului endoplasmatic rugos. Acestea reprezintă proteine structu-

rale sau protein-enzime care sunt transportate ulterior de veziculele golgiene spre pereţii celulari intrând în constituţia acestora, respectiv ataşându-se de pereţii celulari sub forma "enzimelor legate".

Proteinele de rezervă se acumulează în evaginaţii ale reticulului endoplasmatic rugos, care se dilată şi în final se strangulează formând vezicule proteice. Primele polipeptide sintetizate sunt mici şi au greutatea moleculară de aproximativ 2 kDa. Ulterior iau naştere oligomeri : lecitina din cereale care este dimer, vicilina din mazăre este trimer, iar legumina este hexamer. În final aceste proteine sunt glicozilate postranslaţional, în prezenţa glucozidazelor, asigurându-se astfel stabilitatea acestora (Chrispeels, 1991).

În reticulul endoplasmatic neted pătrund acizii graşi cu 16 şi 18 atomi de carbon (acizii oleic, palmitic şi stearic) sintetizaţi în cloroplaste, care sunt transformaţi în alţi acizi graşi, prin alungirea sau scurtarea lanţului de carboni sau prin modificarea numărului de legături nesaturate. În continuare acizii graşi formaţi sunt utilizaţi în reacţia de esterificare a glicerolului din care rezultă lipidele. Acestea se acumulează între cele două straturi de fosfolipide ale membranei, din evaginaţiile reticulului endoplasmatic neted, care se dilată şi se strangulează, formând sferozomii (oleozomii). Din această cauză sferozomii au o membrană alcătuită dintr-un singur strat de fosfolipide, printre care se găsesc molecule de proteine (oleozine), de forma unor ciupercuţe.

Reticulul endoplasmatic din celulele seminţelor plantelor oleaginoase, în condiţii de anaerobioză, creşte exagerat.

Din reticulul endoplasmatic se formează complexul Golgi, veziculele proteice, sferozomii, lizozomii şi plasmalema.

Desmotubulii care trec dintr-o celulă în alta pot servi la transportul lipidelor sau al moleculelor semnal de natură lipidică aşa cum este diacilglicerolul (Grabokis ş.a., 1993).

Complexul Golgi

Acest organit celular este alcătuit din dictiozomi care sunt formaţi din 4–6 cisterne turtite, asemănătoare cu nişte discuri, din tubuli sau vezicule *(Fig. 1.14.)*. Diametrul tubulilor este de 5–10 nm, cel al formaţiunilor lamelare variază între 1 şi 3 μ, iar distanţa dintre ele este de 10–5 nm. Grosimea membranelor este de 4–5 nm, iar spaţiul intern este de 6–10 nm. Complexul Golgi reprezintă un organit polar care are o faţă receptoare situată spre reticulul endoplasmatic şi o

faţă formatoare situată spre plasmalemă, din care se desprind vezicule mici.

Se presupune că acest organit se formează din sistemul de endomembrane, respectiv din membrana nucleară şi reticulul endoplasmatic. La fiecare 2–3 minute se formează o cisternă golgiană, iar la 30 de minute, un dictiozom. Procesul de formare a dictiozomilor este controlat de nucleu, care printr-un ARNm specific codifică sinteza proteinelor ce intră în structura membranelor golgiene. După înlăturarea nucleului, complexul Golgi dispare.

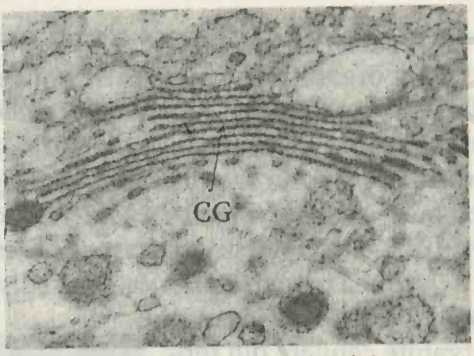


Fig. 1.14. Complexul Golgi

În complexul Golgi au fost identificate relativ puţine enzime şi ca urmare cele mai multe substanţe identificate în acest organit se formează în alte situsuri de biosinteză.

Rolul fiziologic al acestui organit celular constă în:

- Biosinteza substanţelor care formează matricea fundamentală a lamelei mediane, precum şi a celor care intră în structura pereţilor celulari primari şi secundari.
- Are rol în biosinteza hexozanilor şi a acizilor galacturonici, iar proteinele provenite din reticulul endoplasmatic rugos sunt glicozilate, rezultând diferite forme de glicoproteine complexe.
- Substanţele din complexul Golgi sunt încorporate în vezicule care se formează pe faţa formatoare. În funcţie de destinaţia substanţelor, veziculele pot fi secretoare, care transportă substanţele necesare pentru sinteza pereţilor celulari şi de depozitare, în care se acumulează la unele specii proteinele de rezervă.
- În timpul telofazei, veziculele golgiene transportă spre fragmoplast substanţele care vor da naştere lamelei mediane. După formarea plasmalemei, substanţele din veziculele transportoare străbat plasmalema prin pinocitoză şi în prezenţa complexului de enzime, ataşat de membrane, are loc biosinteza peretelui celular primar şi secundar, precum şi creşterea în suprafaţă şi grosime a acestora.

Peroxizomii

Sunt organite de formă sferică sau elipsoidală, cu diametrul de 15 nm, care au la suprafaţă o membrană elementară (simplă), iar la interior se află matricea fin granulară care conţine diferite incluziuni cristaline, amorfe sau filamentoase *(Fig. 1. 15.)* şi aproximativ 30 de enzime care intervin în procesul de fotorespiraţie şi în biodegradarea apei oxigenate. Aceste organite se găsesc numai în celulele vegetale.

Originea peroxizomilor este încă discutată. Ipotezele mai vechi acceptau formarea acestor organite celulare din reticulul endoplasmatic. Mai recent s-a constatat că peroxizomii se pot forma prin scindarea celor preexistente, prin înmugurire şi prin modificarea complexului enzimatic al glioxizomilor.

Fig. 1.15. Peroxizomi cu incluziuni cristaloide

În peroxizomi se observă unele incluziuni cristaloide, care reprezintă peroxidaze cristalizate. Aceste enzime reprezintă peste 40 % din proteinele existente în acest organit celular.

Principalele funcţii fiziologice ale peroxizomilor sunt următoarele:

- În peroxizomi se desfăşoară etapa a doua a procesului de fotorespiraţie, în care acidul glicolic este transformat în acid glioxilic, care prin aminare formează glicina.
- A fost identificată şi prezenţa enzimelor ciclului acidului glioxilic, în care acetil CoA este utilizată pentru sinteza acidului succinic.
- Prezenţa peroxidazelor evidenţiază rolul acestor organite în procesul de descompunere a apei oxigenate.

Lizozomii

Sunt formaţiuni sferice delimitate la exterior de o membrană lipoproteică trilamelară, iar în interior conţin granule ce constituie suportul enzimelor.

Membrana lizozomilor conţine pompe de protoni, care menţin un pH acid la interiorul acestora, optim pentru activitatea hidrolazelor.

Lizozomii conţin hidrolaze acide care participă la procesele de digestie intracelulară: proteaze, glicozidaze, lipaze, fosfolipaze, fosfataze etc.(Holtzman, 1976), precum şi la procesele de apărare a celulelor împotriva agenţilor patogeni.

Lizozomii pot încorpora prin pinocitoză componente citoplasmatice, agenţi patogeni etc., pe care îi biodegradează cu ajutorul enzimelor hidrolitice, iar compuşii simpli rezultaţi sunt eliminaţi în citoplasmă şi reutilizaţi.

Glioxizomii

Sunt organite celulare de formă sferică, delimitate la exterior de o membrană lipoproteică simplă. Se consideră că glioxizomii se formează din reticulul endoplasmatic, iar enzimele provin atât din reticul, cât şi din citoplasmă (Trelease, 1984).

În seminţele oleaginoase care încolţesc , există un număr mare de glioxizomi în care se biodegradează acizii graşi rezultaţi din hidroliza trigliceridelor depozitate în sferozomi. După răsărirea plantulei o parte dintre aceştia se transformă în peroxizomi, care sunt implicaţi în procesul de fotorespiraţie şi în biodegradarea peroxizilor (Titus şi Becker, 1985). După Gerhardt (1983), β-oxidarea acizilor graşi din ţesuturile de depozitare a seminţelor este localizată exclusiv în glioxizomi, în timp ce în ţesuturile vegetative reacţiile de β-oxidare sunt localizate mai degrabă în peroxizomi decât în mitocondrii.

Aceste organite celulare sunt importante din punct de vedere fiziologic, deoarece în ele se desfăşoară două procese fiziologice importante:

- Este principalul organit celular în care are loc biodegradarea acizilor graşi prin procesul de β-oxidare, proces din care rezultă acetil CoA.
- În glioxizomi au fost identificate enzimele izocitrat liază şi malat sintetază caracteristice pentru ciclul acidului glioxilic în care din acetil CoA se formează acidul succinic, care este utilizat în mitocondrii pentru biosinteza acidului oxalacetic. Din acest acid, în citoplasmă, se formează piruvatul care este utilizat la biosinteza glucidelor printr-un proces de glicoliză inversă (gluconeogeneză).

Ribozomii

Denumiţi şi *granulele lui Palade*, ribozomii sunt organite sferice de natură ribonucleoproteică. Ribozomii din celulele plantelor superioa-

re variază ca număr între 10 000 şi 500 000, au diametrul de 22–30 nm şi sunt alcătuiţi din două subunităţi cu constantele de sedimentare de 40 S şi 60 S. Fiecare subunitate reprezintă un complex de ARNr şi proteine specifice care se biosintetizează în nucleu, după care trec prin pori în citoplasmă unde are loc unirea acestora şi formarea ribozomului.

Ribozomii se găsesc în citoplasmă în stare liberă sau sunt asociate cu reticulul endoplasmatic rugos. Se găsesc, de asemenea, în cloroplaste şi în mitocondrii.

Analizele chimice au scos în evidenţă că ribozomii sunt alcătuiţi în proporţie de 45–65 % din ARNr, alături de care se găsesc 35–55 % proteine şi ioni (Mg). ARN-ul ribozomal din plantele eucariote conţine 4 specii moleculare cu constante de sedimentare de 5 S, 5,8 S, 18 S şi 28 S. Proteinele ribozomale din plantele eucariote sunt relativ numeroase (72–82), iar greutatea lor moleculară este de aproximativ 21,3 kDa.

În celulele meristematice se găsesc ribozomi liberi, iar în celulele diferenţiate, ribozomii formează poliribozomi. În faza de senescenţă, numărul ribozomilor liberi creşte, în timp ce numărul poliribozomilor scade.

Principala funcţie fiziologică a acestor organite constă în biosinteza substanţelor proteice, care se realizează astfel:

- Procesul de transcripţie are loc în nucleu şi constă în duplicarea ADN-ului nuclear şi formarea ARNm, care migrează în citoplasmă unde se ataşează de poliribozomi. Informaţia genetică este deţinută de codoni, care reprezintă secvenţe de trei nucleotide.
- Procesul de translaţie constă în activarea aminoacizilor din citoplasmă de către ATP, ataşarea acestora la anticodonul specific al ARNt, în prezenţa ARN-sintetazei, rezultând complexul aminoacid-ARNt. Complexul se deplasează în lungul moleculei de ARNm, începând cu codonul iniţiativ, până fiecare aminoacid ajunge în dreptul codonului specific.

Aminoacizii se leagă între ei prin legături peptidice, care se formează între gruparea carboxilică a primului aminoacid fixat şi gruparea aminică a celui nou transportat, în prezenţa enzimei peptidil-transferază. Transportul aminoacizilor continuă până apare un codon nonsens.

Romani (1972) aprecia că intensitatea procesului de biosinteză a proteinelor este corelată cu numărul ribozomilor polimeri şi reduce-

rea numărului acestora în faza de senescenţă poate fi corelată cu diminuarea intensităţii acestui proces.

Microtubulii

Microtubulii sunt formaţiuni cilindrice cu lungimea de 25 nm–500 μm şi diametrul de 15–50 nm. Localizarea lor celulară variază astfel: în celulele aflate în interfază se află în apropierea plasmalemei, cu orientarea paralelă cu a microfibrilelor celulozice, iar în celulele în repaus sunt dispuşi orizontal în lungul pereţilor.

Microtubulii sunt alcătuiţi din subunităţi α şi β ale proteinei: tubulină, care se copolimerizează, alcătuind 13 profilamente cu greutatea moleculară de 100 kDa (Fasket şi Morejohn, 1992). Formele diferite de tubuline sunt postranslaţionale şi se datorează proceselor de fosforilare, glicozilare etc.

Microtubulii se autoasamblează din subunităţile de tubulină, când acestea ajung la o concentraţie critică, în prezenţă de GTP şi Mg, la un pH de 6,9 şi la temperatura de 20–37 °C. Calciul sub forma complexului calmodulin-calciu are un efect stimulator asupra dezmembrării microtubulilor.

Aceste organite celulare sunt implicate în următoarele *procese fiziologice:*

- Au rol în formarea fusului de diviziune în timpul mitozei.
- Pot intra şi în alcătuirea citoscheletului, intervin în mişcările citoplasmatice şi în orientarea transportului intracelular.
- De asemenea, microtubulii orientează şi sensul de depunere a microfibrilelor celulozice în peretele celular.

Sferozomii

Sferozomii, denumiţi şi *oleozomi*, sunt vezicule cu diametrul de 0,2–2,5 μm, provenite din reticulul endoplasmatic. La exterior sferozomii sunt înveliţi de o membrană alcătuită dintr-un singur strat de proteine şi lipide. Proteinele sunt reprezentate de oleozine, care sunt proteine alcaline cu greutatea moleculară de 15–26 kDa şi au forma unor umbrele dispuse cu baza spre interior. Printre acestea se găsesc fosfolipide (Huang, 1992), iar la interior se găsesc depozitate lipide de rezervă (Jelsema şi colab., 1975).

Sferozomii se formează prin depunerea lipidelor de rezervă între cele două bistraturi ale membranei reticulului endoplasmatic. Aceste vezicule se găsesc în număr mare în seminţele plantelor oleaginoase.

În sferozomi se găsesc şi lipaze care catalizează biodegradarea lipidelor în glicerol şi acizi graşi, pe parcursul procesului de germinare a seminţelor.

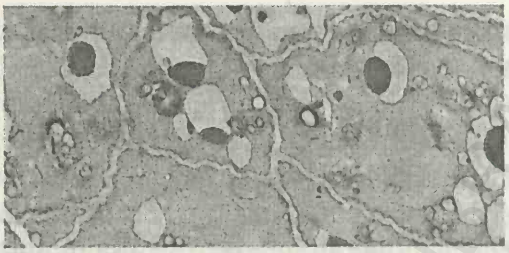


Fig. 1.16. Sferozomi din celulele rădăcinii de floarea-soarelui

Veziculele proteice

Denumite impropriu *proteoplaste*, aceste organite au diametrul de 10–200 nm, sunt protejate la exterior de o membrană simplă şi conţin proteine de rezervă.

Aceste vezicule se formează în cazul seminţelor de cereale şi al celor mai multe plante dicotiledonate, din reticulul endoplasmatic rugos (Salisbury şi Ross, 1992). În seminţele de orez, veziculele proteice se formează din complexul Golgi (Jones şi Price, 1970), iar în cele de soia se formează din vacuole (Monma şi colab., 1992).

Proteinele depozitate sunt glicozilate, ceea ce le conferă o mai mare stabilitate, iar la interiorul acestor vezicule se pot forma polimeri (Barton ş.a., 1982). În veziculele proteice se găsesc proteaze care catalizează biodegradarea proteinelor în aminoacizi, în timpul germinării seminţelor.

Vacuomul

Vacuomul celular este alcătuit din totalitatea vacuolelor care se găsesc dispersate în citoplasmă. În general, vacuolele ocupă mai mult de 50 % din volumul celulei, iar limitele de variaţie sunt cuprinse între 5 şi 95 %.

După Matile (1974), vacuomul se formează din reticulul endoplasmatic, dar există şi opinia că se formează din provacuolele care provin din complexul Golgi.

Vacuola este delimitată la exterior de o membrană semipermeabilă numită *tonoplast*. Unele celule prezintă reţele citoplasmatice care traversează vacuola, fiecare reţea fiind înconjurată de tonoplast. La interiorul tonoplastului se găseşte sucul vacuolar alcătuit din apă, glucide, aminoacizi şi substanţe secundare ale metabolismului: glico-

zizi, alcaloizi, taninuri, acizi organici, pigmenţi antocianici, flavone, calcone, aurone, substanţe anorganice etc.

Rolul fiziologic al vacuolelor:

- Depozitarea substanţelor osmotic active (ioni, glucide solubile, acizi organici etc.), care generează presiunea osmotică şi potenţialul de membrană (MacRobbie, 1976).
- Prin modificarea turgescenţei vacuolei se determină mişcările de închidere şi deschidere a stomatelor, precum şi mişcările unor organe ale plantelor (nasti).
- În plantele zaharofile (struguri, cireşe, vişine), în vacuole se depozitează glucidele reducătoare cu rol de rezervă.
- Vacuolele sunt considerate de Lutge, Kluge şi Bauer (1993) ca rezervoare pentru substanţele secundare, care ar putea avea efect toxic asupra citoplasmei.
- Acizii fenolici acumulaţi în vacuole conferă gustul astringent al fructelor nematurate şi pot avea rol protector la atacul microorganismelor patogene.
- Acumularea acizilor organici conferă gustul acid, caracteristic pentru fructele nematurate.
- Vacuolele reprezintă un compartiment digestiv. Printr-un proces de endopinocitoză, porţiuni de citoplasmă sunt transportate în vacuolă, unde sunt biodegradate cu ajutorul enzimelor, printr-un proces de autofagie. Unele substanţe solubile rezultate pot fi transportate prin tonoplast, pentru a fi utilizate în citoplasmă.

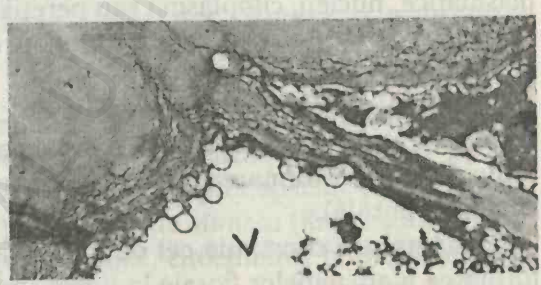


Fig. 1.17. Endopinocitoza

- Acumularea pigmenţilor flavonoizi în vacuolele celulelor unor flori şi fructe determină culoarea caracteristică acestora: roşie, galbenă, albastră. Transportul acestor substanţe prin tonoplast se realizează prin endopinocitoză *(Fig. 1.17.)*.
- În ţesuturile senescente, permeabilitatea tonoplastului creşte, favorizând contactul dintre fenolazele din citoplasmă şi substratul fenolic din vacuole. Prin oxidarea acestor substanţe şi polimerizarea lor rezultă melanine, care conferă culoarea brun-neagră, caracteristică pentru ţesuturile senescente.

- În vacuole se acumulează şi alte substanţe ca: alcaloizi, glicozizi, chinone etc., al căror rol fiziologic nu este bine precizat.
- La nivelul tonoplastului se găsesc diferite enzime care catalizează unele reacţii biochimice.

1.1.5. Transmiterea informaţiilor între celulele, ţesuturile şi organele plantelor

Procesele fiziologo-biochimice care se desfăşoară la nivel celular, cât şi la nivelul întregii plante sunt perfect coordonate în concordanţă cu acţiunea factorilor ambianţi.

Capacitatea celulelor de a percepe excitaţiile provenite din mediul exterior şi de a reacţiona prin răspunsuri adecvate este însuşirea de bază caracteristică sensibilităţii. Aceasta se realizează la nivelul celular cu ajutorul receptorilor, care sunt specifici pentru diferiţi factori excitanţi.

Receptorii pentru factorii excitanţi din mediul înconjurător sunt de natură proteică sau pigmenţi, care sunt localizaţi în membranele plasmatice, nucleu, citoplasmă sau pereţii celulari.

Excitaţiile luminoase sunt recepţionate cu ajutorul fitocromului şi al flavoproteinelor.

Durata de iluminare este apreciată de către plante pe baza modificării raportului fitocrom total / fitocrom activ şi constituie un factor principal în transformarea meristemului vegetativ în meristem floral (inducţie florală).

Temperatura constituie cel de al doilea factor important pentru formarea meristemelor florale la unele specii de plante. Structura şi poziţia acestor receptori nu a fost încă precizată.

Receptorii de presiune se presupune că se găsesc la nivelul membranelor plasmatice şi contribuie la evitarea creşterii presiunii de turgescenţă peste anumite limite, prin deschiderea canalelor de ioni.

Receptorii pentru forţa de gravitaţie sunt situaţi în plasmalemă şi în reticulul endoplasmatic fiind excitaţi de către amiloplaste, care au rolul unor statolite.

Celulele receptoare pentru excitaţii mecanice se află la nivelul epidermei şi se caracterizează prin prezenţa unor zone cu pereţii celulari subţiaţi sau prin prezenţa unor papile tactile.

Receptorii hormonali reprezintă molecule specializate de care se leagă hormonii formând complexe hormoni-receptori, care repre-

zintă forma activă a acestora. Aceşti receptori sunt situaţi la nivelul plasmalemei, precum şi în diferite organite celulare.

Recunoaşterea dintre bacteriile simbionte şi rădăcinile plantelor leguminoase se realizează prin intermediul unor compuşi chimici specifici: poliglucide din capsula exterioară a bacteriilor şi lectina din celulele rizodermei plantelor de soia, trifoliina din trifoi etc.

Receptorii hidrici se presupune că se găsesc la nivelul celulelor rădăcinii, dar nu s-a precizat amplasarea acestora la nivel celular şi structura lor. În condiţii de stres hidric, determină expresia genelor care produc un ARNm ce codifică enzimele care catalizează biosinteza acidului abscisic.

Transmiterea informaţiilor între celule se realizează prin capilarele din pereţii celulari (apoplast), prin plasmodesme (simplast) şi prin vasele conducătoare, pe cale biochimică, bioelectrică sau prin modificarea turgescenţei.

Transmiterea informaţiilor pe cale biochimică se realizează prin intermediul a numeroşi compuşi chimici:

- Hormonii, respectiv acidul abscisic, reprezintă substanţa prin care se transmite informaţia privind stresul hidric de la rădăcină la frunze, unde induce închiderea stomatelor. Sinteza şi transportul acestei substanţe are loc după 4–8 ore de la inducerea stresului hidric.
- Turgorinele sunt o nouă clasă de substanţe, aparţinând aşa-numiţilor "factori de mişcare periodică" a frunzelor, pentru care s-a demonstrat prezenţa unui receptor specific pe partea externă a plasmalemei din pulvinulele de *Mimosa* (Kallas ş.a., 1990).
- Un complex de substanţe: zaharoză, citochinine, hormoni steroizi şi calciu reprezintă mesagerii biochimici care determină inducţia florală, respectiv transformarea meristemului vegetativ în meristem floral.
- Producerea mesagerilor secundari este reglată de activarea proteinelor G, a fosfolipazelor legate de membranele plasmatice, a ciclazelor etc. în urma recepţiei factorilor excitanţi. Mesagerii secundari includ: acidul fosfatidic, inozitol trifosfatul, cGMP, cAMP, cADP-R, Ca^{2+}, H^{+}, agenţi redox (acid ascorbic, glutation), apă oxigenată şi radicali liberi din citoplasmă şi diacilglicerol şi lisofosfolipide din membranele plasmatice.

Aceşti mesageri acţionează în mod specific activând enzimele (calmodulin-Ca^{2+}, proteinkinazele (Ca^{2+}, proteinele G, lisofosfolipidele), determinând deschiderea canalelor (inozitol trifosfatul) sau,

legându-se direct de componentele citoscheletului, modifică conformaţia şi funcţiile acestora (inozitol trifosfat şi fosfolipide).

Transmiterea informaţiilor pe baza potenţialului de acţiune este frecvent întâlnită la plante. Excitarea membranelor plasmatice determină creşterea permeabilităţii acestora şi ca urmare are loc un eflux de ioni, care determină scăderea bruscă a potenţialului de membrană.

Potenţialul de acţiune generat într-o celulă poate excita membranele celulare învecinate, declanşând un nou potenţial de acţiune a cărui propagare este favorizată de faptul că plasmalema trece dintr-o celulă în alta prin plasmodesme.

Transmiterea pe cale bioelectrică a informaţiilor referitoare la excitaţiile mecanice se întâlneşte la plantele carnivore şi la *Mimosa pudica*.

Transmiterea informaţiilor de la celulă la celulă se poate realiza şi prin modificarea turgescenţei.

Stresul hidric determină modificări de polarizare a micelelor celulozice şi închiderea canalelor ionice din plasmalemă. Variaţia de presiune se propagă prin continuitatea hidrică din apoplast şi prin simplast, iar modificările de presiune induse de potenţialul osmotic se transmite sub formă de unde de presiune determinând închiderea stomatelor.

1.2. Rolul fiziologic al principalilor compuşi chimici din plante

Plantele sunt alcătuite din substanţe organice, substanţe minerale şi apă. Substanţele organice împreună cu cele minerale formează substanţa uscată.

Substanţele organice pot fi grupate în funcţie de rolul lor fiziologic în: substanţe plastice care participă la realizarea structurilor de bază ale celulelor, substanţe de rezervă sau energetice, substanţe active fiziologic şi substanţe secundare cunoscute şi sub denumirea de *produse ale metabolismului*.

Din grupa substanţelor plastice şi de rezervă fac parte glucidele, lipidele şi protidele.

Din grupa substanţelor active fac parte: enzimele, vitaminele, hormonii şi pigmenţii fotosensibili.

Substanţele secundare cuprind compuşi rezultaţi din procesele metabolice: acizi organici, substanţe fenolice, chinone, amine, amide, glicozizi, alcaloizi etc.

1.2.1. Substanţele plastice

Principalele substanţe plastice care intră în alcătuirea structurii celulelor sunt proteinele, glucidele şi lipidele.

Ca substanţe plastice, **proteinele** intră în compoziţia pereţilor celulari, a membranelor plasmatice, a citoplasmei şi a organitelor celulare. Astfel, în pereţii celulari se găsesc sub forma microfibrilelor de elastină, care conferă însuşirea de elasticitate. În membranele plasmatice formează canale proteice sau se găsesc sub formă de proteine transportoare, iar în citoplasmă, sub formă de polipeptide, care se leagă între ele formând masa citoplasmei. În organitele celulare, proteinele intră în alcătuirea substanţei fundamentale (stromă, matrice etc.). Proteinele intră şi în compoziţia citoscheletului şi anume în compoziţia microfilamentelor de actino- miozină, precum şi în compoziţia microtubulilor.

Glucidele cu rol plastic se întâlnesc, mai ales, în pereţii celulari sub formă de hexozani, pentozani, celuloză, hemiceluloză, cât şi sub formă de pectine, în lamela mediană.

Hexozanii sunt alcătuiţi din molecule de galactoză (galactani), manoză (manani), fructoză (fructani) sau glucoză (glucani), iar pentozanii din arabinoză (arabani) şi din xiloză (xilani). Aceste poliglucide leagă între ele microfibrilele de celuloză, hemicelulozele şi elastina.

Celuloza este un poliglucid alcătuit din molecule de glucoză unite prin legături 1,4-β-glicozidice şi reprezintă principalul constituent al pereţilor celulari.

Substanţele pectice sunt alcătuite din molecule de acid galacturonic unite prin legături 1,4-α-glicozidice. Grupările carboxilice sunt esterificate cu alcool metilic, iar de lanţurile acizilor poligalacturonici se leagă poliglucidele: galactani, arabani, xilani, precum şi ion de calciu. Substanţele pectice reprezintă componenta de bază a lamelei mediane dintre celule.

Hemicelulozele sunt substanţe neomogene, alcătuite în principal din xilani (30 %), precum şi din manani, arabani, galactani şi pectine. Ele se găsesc în constituţia pereţilor celulari alături de celuloză.

Glucidele reprezintă principalele substanţe de structură din pereţii celulari.

Lipidele cu rol plastic sunt reprezentate de fosfolipide care intră în constituţia membranelor plasmatice şi ale organitelor celulare. Intră, de asemenea, în compoziţia cerurilor şi a cutinei care acoperă frunzele şi fructele, dar în acelaşi timp constituie şi o importantă substanţă de rezervă.

1.2.2. Substanţele de rezervă

Natura substanţelor de rezervă variază în funcţie de specie. Astfel, substanţele de rezervă din seminţele de cereale sunt reprezentate de glucide, în seminţele plantelor leguminoase de protide şi lipide, iar în seminţele plantelor oleaginoase, de lipide.

Proteinele din plante se găsesc sub formă de aminoacizi liberi, peptide (care au molecula formată din 2–4 aminoacizi uniţi prin legături peptidice), holoproteine (albumine şi globuline) şi heteroproteide (lipoproteide, cromoproteide şi nucleoproteide). Principala formă de depozitare a proteinelor în plante o reprezintă proteinele.

Proteinele de rezervă se depozitează în veziculele proteice existente în nuci, alune, migdale, seminţele plantelor oleaginoase etc.

Conţinutul de proteine al plantelor variază între 0,2 şi 6,5 %, cu excepţia nucilor, alunelor, migdalelor şi a seminţelor oleaginoase, la care conţinutul în proteine poate ajunge până la 21,3 % şi în unele cazuri poate depăşi această valoare.

În procesul de biodegradare a protidelor se formează aminoacizii, iar prin dezaminare cetoacizii, care sunt utilizaţi pentru producerea de energie în ciclul respirator Krebs sau pentru biosinteza altor compuşi organici ca: glucidele, lipidele etc.

Glucidele identificate în celulele plantelor pot să aibă rol de substanţe de rezervă, dar pot constitui compuşi intermediari ai proceselor de biosinteză şi de biodegradare.

Dintre glucidele identificate în plante fac parte:

triozele: aldehida glicerică şi dioxiacetonfosfatul, care sunt produşii primari ai fotosintezei;

pentozele: riboza care intră în compoziţia acizilor nucleici şi ribuloza care constituie acceptorul primar al dioxidului de carbon în procesul de fotosinteză;

hexozele: glucoza, fructoza, manoza, galactoza, reprezintă principalele glucide cu şase atomi de carbon din celule. Ele constituie substanţe glucidice de rezervă pentru unele plante, de exemplu ceapa, fructele etc., care se depozitează în vacuole;

oligoglucidele, care au molecula alcătuită din două molecule de hexoze, sunt reprezentate în principal de zaharoză. Aceasta se acumulează ca substanţă de rezervă în vacuolele plantelor zaharofile şi reprezintă totodată cea mai importantă formă de translocare a glucidelor din plante. Un alt oligoglucid, care rezultă din hidroliza amidonului, este maltoza.

Principalul glucid de rezervă din seminţele de cereale şi tuberculii de cartof îl reprezintă amidonul. Acesta este un poliglucid alcătuit din molecule de glucoză legate 1,4-α-glicozidic, dispuse liniar, care alcătuiesc amiloza şi din molecule ramificate alcătuite din glucoză legată 1,6-α-glicozidic, care alcătuiesc amilopectina. Amidonul formează granule care se depozitează în amiloplaste.

Exceptând celuloza, toate celelalte glucide se biodegradează până la acid piruvic, care poate fi metabolizat în ciclul Krebs, cu eliberarea de energie sau poate fi utilizat pentru sinteza altor compuşi organici din plante.

Lipidele de rezervă se acumulează în mici vezicule denumite *sferozomi (oleozomi)*, care se formează din reticulul endoplasmatic neted. Conţinutul de lipide variază între 0,11 % în cazul piersicilor, 40 % în seminţele de soia şi 54,1–65 % în nuci, alune şi migdale.

Lipidele se găsesc în plante atât sub formă de lipide simple: gliceride, ceride, steride, cât şi sub formă de lipide complexe: fosfatide şi glicolipide. Dintre acestea glicolipidele reprezintă principala substanţă de depozitare din plante.

Lipidele constituie principala substanţă energetică pentru seminţele plantelor oleaginoase. În acelaşi timp, compuşii intermediari ai biodegradării lipidelor sunt utilizaţi pentru biosinteza altor substanţe organice caracteristice plantelor : glucide, protide, caroteni, fitohormoni etc.

1.2.3. Substanţele active

Aceste substanţe participă în mod direct la desfăşurarea proceselor fiziologice şi sunt reprezentate de enzime, hormoni vegetali, pigmenţi şi vitamine.

Enzimele

Enzimele sunt biocatalizatori ai reacţiilor biochimice care au loc în plante. Din punct de vedere biochimic, enzimele sunt heteroproteide, constituite dintr-o grupare proteică care determină specificitatea de acţiune şi o grupare prostetică alcătuită din ioni, vitamine (B_1), nucleotide, citocromi etc. În funcţie de acţiunea lor, enzimele sunt clasificate în: *oxidoreductaze, transferaze, liaze, hidrolaze, ligaze, izomeraze etc.*

Fiecare celulă posedă un conţinut specific de enzime, care variază în spaţiu şi timp, ca o consecinţă a expresiei genelor.

Enzimele catalizează reacţiile biochimice din celule, caracteristice pentru procesele anabolice sau catabolice. Aceste reacţii se desfăşoară în diferite compartimente celulare, ca urmare, se poate vorbi de o distribuţie a enzimelor în celule. Astfel, enzimele implicate în procesul de fotosinteză se găsesc în cloroplaste, cele ale ciclului Krebs — în mitocondrii, enzimele ciclului glicolitic — în citoplasmă etc.

În general, transformările biochimice care au loc în celule se produc în cicluri biochimice. Din această cauză acţiunea enzimelor se desfăşoară într-o ordine riguroasă, iar compusul chimic rezultat din prima reacţie este utilizat în cea de a doua reacţie, care este catalizată de o enzimă corespunzătoare.

Numărul enzimelor identificate în plante este mare, dar se consideră că unele dintre ele au un rol-cheie, adică activitatea enzimei respective corelează cu intensitatea procesului fiziologic în care este implicată.

Ribulozo-1,5-difosfat carboxilaza este enzima care catalizează reacţia de fixare a dioxidului de carbon în procesul de fotosinteză şi constituie un indicator pentru ritmul de desfăşurare a acestui proces.

Enzima respectivă este alcătuită din 8 subunităţi codificate de genele din cloroplast şi 8 subunităţi codificate de genele din nucleu (Andrews şi Lorimer, 1987).

Fosfofructokinaza catalizează reacţia de fosforilare a fructozei, care constituie o etapă în procesul de biodegradare a hexozelor în ciclul glicolitic. Activitatea acestei enzime poate constitui un indicator pentru intensitatea procesului în cauză.

Fenilalaninamoniuliaza (PAL), enzima-cheie a metabolismului fenilpropanoizilor în care se biosintetizează fenolii, antocianii, lignine etc. Această enzimă catalizează reacţia de dezaminare a fenilala-

ninei şi formarea acidului cinamic, constituind un indicator pentru ritmul de desfăşurare a procesului menţionat.

Fosfolipaza reprezintă principala enzimă implicată în biodegradarea fosfolipidelor din membranele plasmatice, iar lipoxigenaza catalizează biodegradarea acizilor graşi rezultaţi din primul proces.

Enzimele pectice: poligalacturonaza, protopectinaza şi pectinmetilesteraza constituie enzimele-cheie în procesul de biodegradare a substanţelor pectice, proces ce se corelează cu diminuarea fermităţii ţesuturilor fructelor. Pectinmetilesteraza catalizează demetilarea pectinelor, ceea ce catalizează acţiunea poligalacturonazelor, iar ultimele — reacţia de scindare a acestor substanţe cu formarea de acizi galacturonici.

Rhodes (1980) a constatat existenţa a două poligalacturonaze: o exogalacturonază care desprinde acizii galacturonici de la sfârşitul lanţului de poliuronide şi o endogalacturonază, care rupe lanţul în mod randomizat.

Activitatea maximă a acestor enzime a fost determinată în fructele mature, când fermitatea acestora scade (Thimann, 1980).

Clorofilazele catalizează reacţia de descompunere a clorofilei, reacţie ce poate fi corelată cu modificarea culorii.

Polifenoloxidazele catalizează reacţia de oxidare a polifenolilor, determinând brunificarea ţesuturilor.

Perioada în care se manifestă activitatea maximă a fenolazelor diferă cu specia. Astfel în tomate, activitatea maximă a fenolazelor s-a înregistrat după 47 zile de la căderea florilor (Frend şi Rhodes, 1981), în cazul merelor, în luna mai, iar în struguri s-a identificat în primele etape ale formării fructelor.

Ribonucleaza catalizează reacţia de biodegradare a acizilor nucleici, fapt ce conduce la diminuarea procesului de biosinteză a proteinelor şi la apariţia simptomelor de senescenţă.

α- şi β- **Amilaza** catalizează reacţiile de biodegradare a amidonului de rezervă.

Catalaza reprezintă una din enzimele care catalizează descompunerea apei oxigenate, ce are un efect toxic asupra ţesuturilor. Acelaşi rol îl are şi peroxidaza care catalizează reacţia dintre oxigenul peroxidic şi un substrat acceptor de oxigen peroxidic sau donor de hidrogen.

Aminociclopropan carboxilaza (ACC-sintaza), enzima-cheie pentru ciclul de biosinteză a etilenei. Această enzimă catalizează transformarea S-adenozil metioninei în acid 1-aminociclopropan-

1-carboxilic. Blocarea activităţii enzimei respective prin tratamente cu aminoetoxivinilglicină împiedică formarea etilenei şi, în consecinţă, inhibă procesul de maturare al fructelor.

Malic dehidrogenaza şi piruvic dehidrogenaza sunt considerate enzime a căror activitate se corelează cu intensitatea ciclului Krebs şi, respectiv, cu maximumul climacteric respirator (Hulme, 1970).

Ascorbinoxidaza, o enzimă implicată în modificarea potenţialului oxidoreducător celular, prin transformarea acidului ascorbic în acid dehidroascorbic. Determinările efectuate de Burzo şi colab. (1987) au evidenţiat că activitatea maximă a acestei enzime se înregistrează în primele etape ale creşterii frunzelor şi mugurilor.

Superoxiddismutaza (SOD) catalizează transformarea radicalului superoxid (O_2^-) în peroxid de hidrogen şi oxigen, ceea ce contribuie la diminuarea proceselor de oxidare din ţesuturi.

Pe parcursul procesului de creştere şi dezvoltare a plantelor se constată modificări specifice ale activităţii enzimatice. Se consideră că aceste modificări sunt datorate biosintezei "de novo" a enzimelor, creşterii activităţii enzimelor preexistente sau a biodegradării inhibitorilor enzimatici existenţi în celule. Activitatea enzimatică este influenţată, de asemenea, şi de prezenţa complexului calmodulin-calciu.

Matto şi colab. (1975) au constatat existenţa inhibitorilor enzimatici, substanţe de natură proteică ce formează cu enzimele complexe stabile, care blochează activitatea acestora. Diminuarea conţinutului de inhibitori din ţesuturi permite desfăşurarea normală a activităţii enzimelor.

Cercetările efectuate până în prezent au permis identificarea unor inhibitori ai activităţii catalazei, peroxidazei şi amilazei în fructele de *Mangifera* (mango) şi *Musa* (Matto şi colab.,1975), ai invertazei în tuberculii de *Solanum tuberosum* (Priessey, 1972), ai celulazei, invertazei, glucozo-6-fosfatazei, fosfofructokinazei şi glutamicdehidrogenazei din *Mangifera* (Matto şi colab.,1975).

Calciul are un efect contrar cu al inhibitorilor enzimatici, stimulând activitatea enzimelor. Ferguson şi colab. (1982) au constatat că numai 20 % din calciu se găseşte în interiorul celulelor. Sistemele membranale sunt implicate în reducerea calciului citoplasmatic, prin eliminarea lui în apoplast. Acest proces se realizează prin transport activ în care este implicată pompa Ca^{2+} –ATP-ază, prin transport facilitat de ionofori şi prin difuziune facilitată, împotriva gradientului de concentraţie, susţinut de un gradient electrochimic generat de pompe independente (Triggle, 1982).

Conţinutul de calciu din citoplasmă creşte ca urmare a pătrunderii acestui cation din apoplast, prin schimb cu Na^+ sau prin eliberarea calciului reţinut în organitele celulare.

Calciul din citoplasmă se poate combina cu calmodulinul, o proteină cu greutatea moleculară de 17 300 Da. Prin legarea calciului forma moleculei de calmodulin se modifică complexul calmodulin-calciu având rol stimulator al activităţii unor enzime: piruvatkinază, lipază alcalină, fosfolipidacil hidrolază, glutamat dehidrogenază, fosfolipază A_2 , adenilatciclază şi, probabil, şi al ATP-azei şi al Ca^{2+} -dependent proteinkinazei (Leshem, Halevy şi Frenkel, 1986).

Calciul apoplasmic are un efect contrar faţă de calciul simplasmic determinând impermeabilizarea şi rigidizarea membranelor, ceea ce conduce la diminuarea transportului prin acestea şi la inhibarea procesului de maturare.

Hormonii vegetali

Hormonii vegetali sunt substanţe bioactive cu rol specific în procesele de creştere şi maturare. Aceste substanţe au situsuri specifice de biosinteză de unde sunt transportate în alte organe, unde îşi manifestă efectul lor caracteristic.

În funcţie de efectul lor asupra creşterii, sunt grupaţi în substanţe stimulatoare (auxine, gibereline, citochinine) şi substanţe inhibitoare (acidul abscisic), iar etilena reprezintă hormonul de maturare al plantelor. Aceşti hormoni au o greutate moleculară mică care variază între 28 Da (etilenă) şi 346 Da (gibereline). Ca şi hormonii animali, aceştia sunt eficace în concentraţii foarte mici, cuprinse între 10^{-6} şi 10^{-8} mol.

În afară de efectul specific pe care îl au hormonii asupra plantelor, anume asupra procesului de creştere şi de maturare, aceştia influenţează şi alte procese ca: repausul vegetativ, dominanţa apicală, polaritatea, abscisia (căderea florilor, fructelor şi frunzelor), unele mişcări ale plantelor etc.

Auxinele sunt reprezentate de acidul β-indolil acetic, precum şi de numeroşi derivaţi ai acestuia:

- metil indol-3-acetatul şi etil indol-3-acetatul au fost identificaţi în fructele de citrice;
- indol-3-etanolul, indol-3-acetonitrilul şi 4-cloroindol-3-acetatul au fost identificaţi în seminţele de *Phaseolus*.

Auxinele se găsesc sub formă liberă sau conjugate cu diferiţi compuşi cu greutate moleculară mică, formând esteri ai acidului indolil

acetic cu glucoza sau mioinozitolul, compuşi conjugaţi cu amidele (aspartat) sau combinaţii cu compuşi cu greutate moleculară mare, aşa cum sunt combinaţiile acid indolil acetic-glucani sau acid indolil acetic-glicoproteine, care au fost identificate în seminţele cerealelor (Cohen şi Bundurski, 1982).

Cea mai mare cantitate de auxine se găseşte în situsurile de biosinteză, dar în cantităţi mai mici se găsesc în toate organele plantelor. În cazul fructelor, concentraţia maximă de auxine a fost determinată la *Fragaria moschata* după 12 zile de păstrare, iar la *Ribes nigrum* s-au identificat două maximumuri: după 12–22 zile şi după 46–50 zile de la fecundare (Hulme, 1970).

Giberelinele sunt diterpenoide ciclice care au un sistem tetraciclic denumit giban şi au caracter acid, fapt pentru care sunt notate cu iniţialele GA 1... GA 84. Dintre acestea 60 gibereline se găsesc în plantele superioare (Sponsel, 1988). Giberelinele diferă între ele prin modul de amplasare a grupărilor hidroxilice, metilice şi carboxilice laterale.

Giberelinele se găsesc în stare liberă, dar în unele seminţe se găsesc şi sub formă glicozidică (Schneider şi Schmidt, 1988).

Conţinutul maxim de gibereline a fost determinat în seminţele mature unde concentraţia acestora este de circa 1000 de ori mai mare comparativ cu celelalte ţesuturi ale plantelor (McMillan şi colab., 1960). Conţinutul de gibereline din mere are un maximum după 60 de zile de la înflorit, iar în struguri, după 40–45 zile de la fecundare (Ogava, citat de Hulme, 1970).

Citochininele sunt substanţe hormonale care stimulează procesul de diviziune celulară şi care au fost puse în evidenţă în urmă cu trei decenii. Principalele citochinine sunt zeatina şi chinetina. Zeatina este parte componentă a ARN_t şi este poziţionată în anticodon (Hall, 1973).

Acidul abscisic este o substanţă hormonală ce inhibă procesul de creştere a plantelor.

Acest hormon se acumulează în muguri, seminţe, bulbi, tuberculi etc. unde determină starea de repaus vegetativ.

Biodegradarea acidului abscisic are loc pe cale oxidativă, cu formare de acid fazeic şi dehidrofazeic, care au activitate hormonală mult mai redusă. De asemenea, s-a constatat că activitatea acestui hormon este micşorată prin conjugarea sa cu glucoza şi formarea de esteri.

Etilena este un hormon ce stimulează procesul de maturare şi de senescenţă şi care este biosintetizat în toate ţesuturile plantelor.

Cantitatea de etilenă produsă de ţesuturile vegetale variază cu specia şi organul analizat, între 0,01 şi 700 ppm. În cazul unor fructe cum sunt merele, perele, caisele etc., cea mai mare cantitate de etilenă este produsă în perioada de maturare.

Pentru a putea induce modificări metabolice în plante, concentraţia etilenei trebuie să depăşească o valoare minimă de prag. Aceasta variază în limite largi: 0,1–5,0 ppm, în funcţie de specie şi de procesul pe care îl catalizează.

Mecanismul de acţiune al etilenei se bazează în principal pe creşterea permeabilităţii membranelor plasmatice şi ale organitelor celulare, care are efecte multiple asupra metabolismului celular: intensifică procesele de oxidare, transportul intracelular, biodegradarea glucidelor, acizilor organici, substanţelor pectice, clorofilei etc.

Alte substanţe cu rol hormonal, dar cu acţiune fiziologică mai redusă sunt: tiamina, calorigenul, 3-pinolul şi glicozizii acidului genistic. Un rol asemănător au dihidroconiferolul, triacontanolul, metil jasmonatul şi un număr mare de fenoli.

După Davies (1988), poliaminele au un efect hormonal, fiind necesare pentru creşterea plantelor, respectiv pentru diviziunea celulelor. Principalele poliamine sunt: putresceina, spermina, spermidina şi cadaverina.

Concentraţia hormonilor de creştere prezintă modificări caracteristice pe parcursul perioadei de vegetaţie. Astfel, în cazul speciei *Pisum* se evidenţiază câte un maximum la 4 zile după înflorit pentru gibereline, la 6 zile pentru auxină şi o diminuare a conţinutului în acid abscisic.

Biosinteza şi biodegradarea hormonilor variază în funcţie de compoziţia lor chimică.

Auxina se biosintetizează din aminoacidul triptofan, dar există şi specii de plante la care precursorul a fost triptamina (Last şi Fink, 1988). Ca produs intermediar al biodegradării auxinelor a fost identificat 3-metilen oxindolul *(Fig. 1.18)*. În biodegradarea auxinelor este implicată enzima acid indolil acetic oxidaza (AIA-oxidază) şi izoenzimele peroxidazelor care au rol de auxin oxidaze (Perrel şi Greppin, 1972). Cohen (1983) a constatat că activitatea peroxidazelor este invers proporţională cu conţinutul de auxine libere din ţesuturi.

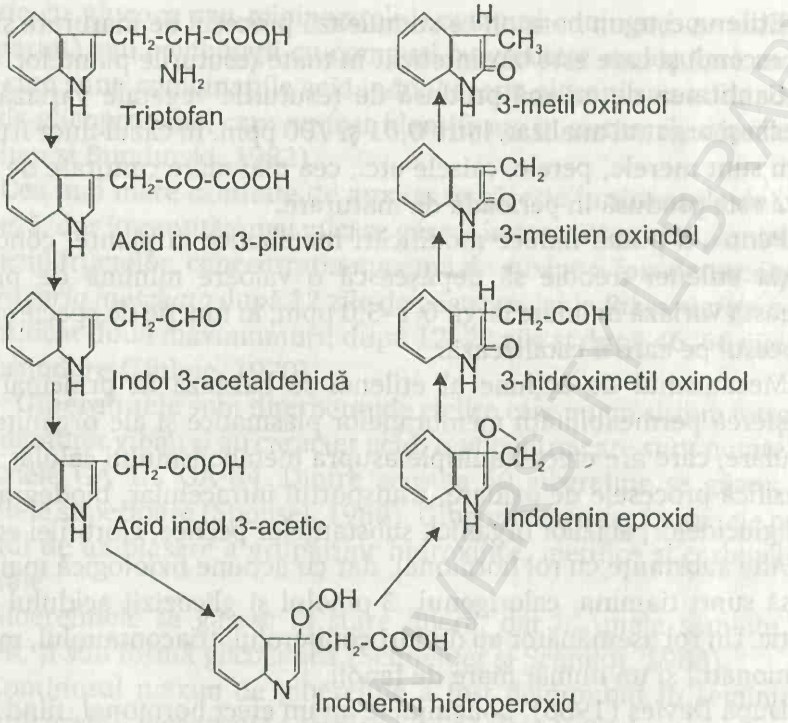


Fig. 1.18. Biosinteza şi biodegradarea auxinei

Citochininele au ciclul biosintetic dependent de cel al acidului ribonucleic. După Cohen şi colab. (1976), ARN_t acţionează ca un intermediar sau ca un precursor al citochininelor libere, zeatina făcând parte din anticodon. Weiler şi Schroder (1987) menţionează că citochininele se pot biosintetiza şi din 5'- adenozin monofosfat şi din izopentilpirofosfat, rezultând izopentil-adenozinmonofosfat, care este o citochinină activă. Aceasta poate fi transformată în celulele plantelor în zeină.

Biodegradarea citochininelor nu este bine precizată, deoarece sunt implicate reacţii de interconversie, de formare a unor compuşi conjugaţi sau a unor compuşi de oxidare.

În cazul zeatinei s-au identificat ca produşi intermediari de oxidare: 2,3-dihidroxidihidrozeatina şi dihidrozeatina.

Giberelinele şi acidul abscisic se biosintetizează din acetil coenzima A, în ciclul mevalonat, conform schemei din *figura 1.19*. Acidul abscisic se poate biosintetiza şi prin descompunerea carotenoidelor

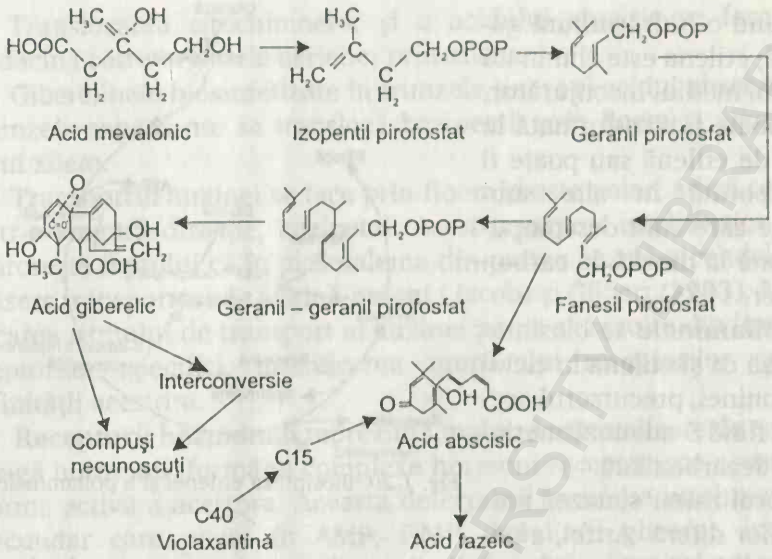


Fig. 1.19. Biosinteza şi biodegradarea giberelinelor şi a acidului abscisic

cu 40 atomi de carbon (ex. violaxantină), la compuşi cu C_{15}, care sunt convertiţi în acid abscisic.

Biodegradarea giberelinelor nu este bine precizată, cercetările efectuate cu gibereline marcate au evidenţiat formarea unor compuşi radioactivi necunoscuţi (McMillan, 1980).

Acidul abscisic este biodegradat pe două căi: prin conjugarea cu glucoză şi formarea de esteri şi prin degradare oxidativă la acid fazeic şi dehidrofazeic, cu activitate hormonală mai redusă.

Etilena este biosintetizată din metionină (Adams şi Yang, 1979), principalii intermediari fiind S-adenozil metionina (SAM) şi acidul 1-ciclopropan-1-carboxilic (ACC), aşa după cum rezultă din *figura 1.20.* Acest hormon poate fi biosintetizat şi din alţi compuşi cum sunt: acidul linoleic, acidul linolenic, β-alanina, etanolul, etanul, acidul fumaric etc.

Biosinteza ACC-ului are loc în rădăcini, după care este transportat prin xilem în organele aeriene, unde este convertit la etilenă Woltering ş.a. (1995).

Conversia ACC-ului la etilenă are loc în mitocondrii, iar biosinteza etilenei din acizi graşi este localizată la nivelul membranelor plasmatice (Diolez, 1986).

Fiind o hidrocarbură gazoasă, etilena este eliminată uşor în mediul înconjurător, dar poate fi transformată în oxid de etilenă sau poate fi încorporată în alte substanţe care sunt descompuse până la dioxid de carbon (Beyer, 1975).

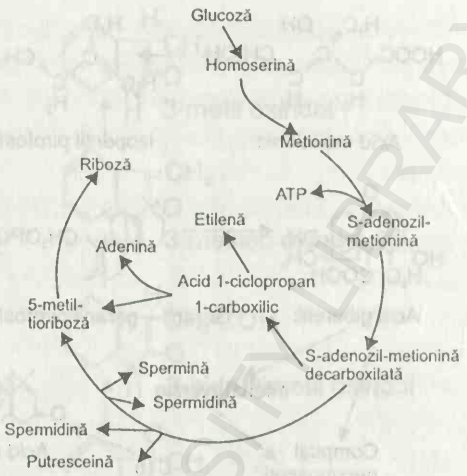


Fig. 1.20. Biosinteza etilenei şi a poliaminelor

Poliaminele se biosintetizează ca şi etilena în ciclul metioninei, precursorul acestora fiind S-adenozil metionina decarboxilată.

Localizarea sintezei hormonilor diferă. Astfel, auxinele se biosintetizează în ţesuturile meristematice, în organele tinere ale plantelor şi în seminţe. Sinteza acestui hormon are loc şi în ovarul florilor, în pistil şi în stamine.

Giberelinele sunt biosintetizate în frunzele tinere, mugurii apicali şi în seminţele în curs de germinare. După Potts şi colab. (1985), sinteza giberelinelor în rădăcini este incertă.

Citochininele se biosintetizează în rădăcini, în seminţele în curs de germinare şi sunt translocate sub formă de glicozizi. În frunze are loc hidroliza acestor complexe, eliberarea citochininelor, urmată de acumularea acestora în fructe şi seminţe.

Sossountzov şi colab. (1988) au precizat prin metode imunochimice că citochininele se găsesc în plantele de *Lycopersicon esculentum* în meristemul apical al rădăcinii şi al tulpinii, sugerând că şi tulpinile tomatelor pot biosintetiza aceşti hormoni.

Acidul abscisic se biosintetizează în rădăcini, frunze senescente, în pericarpul bacelor de *Vitis* etc. După Milborow (1984), acest hormon este biosintetizat aproape în toate celulele plantelor care conţin cloroplaste sau amiloplaste.

Etilena este biosintetizată în toate organele plantelor, iar acidul 1-ciclopropan-1-carboxilic reprezintă compusul intermediar care este translocat până la situsurile de biosinteză.

Translocarea hormonilor diferă atât ca direcţie, cât şi ca ţesut prin care se realizează acest proces.

Translocarea citochininelor şi a acidului abscisic se face din rădăcină către organele aeriene, prin xilem.

Giberelinele biosintetizate în frunzele tinere şi acidul abscisic din frunzele senescente se translocă bazipetal, prin floem şi acropetal prin xilem.

Transportul auxinei se face prin floem şi este polar, adică se face într-o singură direcţie, bazipetal. Acest transport unidirecţional se datoreşte faptului că în plasmalema din partea bazală a celulelor se găsesc transportori de auxină-anioni (Jacobs şi Gilbert, 1983). Modificarea ritmului de transport al auxinei poate să rezulte din lipsa receptorilor specifici, modificarea numărului receptorilor sau a afinităţii acestora.

Receptorii hormonali reprezintă molecule specializate de care se leagă hormonii, formând complexe hormoni-receptori, ce constituie forma activă a acestora. Aceasta determină formarea unui mesager secundar care poate fi: AMP, GMP, 1,2-diacil glicerol, inozitol 1,4,5-trifosfat, acid jasmonic sau ionii de calciu. Inozitol trifosfatul este uşor solubil în apă şi difuzează uşor în celule, determinând deschiderea canalelor de calciu, creşterea conţinutului de calciu intracelular şi formarea complexului calmodulin-calciu.

Majoritatea receptorilor hormonali sunt situaţi în plasmalemă, care reprezintă interfaţa dintre celulă şi mediul înconjurător, dar se găsesc receptori şi în citoplasmă, nucleu şi în organitele celulare.

Giberelinele şi acidul abscisic, care au structură sterolică, pot străbate uşor membranele fosfolipidice, ajungând astfel la receptorii situaţi la nivelul organitelor celulare.

Etilena, singurul hormon în stare gazoasă, este moderat solubilă în apă şi străbate uşor membranele plasmatice. Ceilalţi hormoni sunt insolubili în lipide, din care cauză trecerea prin membranele plasmatice se face mai greu, fiind necesară intervenţia transportorilor.

Problema receptorilor hormonali nu este pe deplin elucidată, iar sinteza opiniilor în această privinţă a fost făcută de Pharis şi Reid (1985), din care se pot desprinde multiple ipoteze.

Ipoteza activării genelor, emisă de Thimann (1986), se bazează pe faptul că auxinele determină biosinteza celulazelor. Ca urmare, Thimann consideră că receptorii se găsesc la nivelul situsurilor de transcripţie a ARNm. După Hagen (1984),tratamentele cu auxine efectuate la plantele de *Glycine* modifică expresia genelor la nivelul transcripţiei. Christoffersen şi Laties (1982) afirmă că acţiunea etilenei este mediată de un receptor de care se leagă. În felul acesta indu-

ce modificari în expresia genelor (Smith şi Hall, 1984), care se caracterizează prin sinteza unui nou ARNm şi a unor noi proteine.

Ipoteza pompei de protoni susţine prezenţa receptorilor pentru etilenă la nivelul membranelor plasmatice. Această ipoteză se bazează pe faptul că tratamentele cu auxine determină stimularea funcţionării pompelor de protoni. Localizarea receptorilor pentru auxine la nivelul membranelor plasmatice din mezofilul frunzelor de *Nicotiana tabacum* a fost dovedită şi de Barbier-Brygoo şi colab. (1989).

Hardin şi colab. (1970) susţin existenţa unor receptori hormonali la nivelul nucleului. Această ipoteză se bazează pe faptul că tratamentele cu auxine au determinat creşterea activităţii ARN-polimerazei.

Jones (1994) a identificat gena ce codifică proteina APB-1 de 40 kDa din reticulul endoplasmatic, care reprezintă receptorul pentru auxină. Această genă se găseşte în cromozomul 3, în cazul plantelor de porumb. Receptorul pentru auxină a fost identificat în plasmalemă, în complexul Golgi, în sistemul de endomembrane al reticulului endoplasmatic din celulele cu creştere rapidă, aflate la baza coleoptilului şi a frunzelor. În nucleu s-a găsit o proteină cu greutatea moleculară de 65 kDa, care se presupune că este un receptor pentru auxină. Acest receptor lipseşte din tonoplast şi plastide.

Hall şi colab. (1990) au precizat existenţa unor receptori pentru etilenă în membranele reticulului endoplasmatic.

În cazul citochininelor, încorporarea acestora în ARNt reprezintă modul primar de reglare a diviziunii celulare. Mennes şi colab. (1991) menţionează că în semiţele de cereale au fost identificaţi receptori ai citochininelor. Prin poziţionarea receptorilor la nivelul ribozomilor, citochininele pot influenţa biosinteza proteinelor, dar nu se cunoaşte încă mecanismul de acţiune.

Hooley şi colab. (1990) apreciază că giberelinele au receptori specifici la nivelul plasmalemei, de unde pot controla transcripţia genelor şi nivelul de ARNm care codifică sinteza α-amilazelor (Jacobsen şi Chandler, 1988).

Pentru acidul abscisic s-au identificat receptori specifici în celulele stomatelor de la specia *Vicia faba* (Hornberg şi Weiler, 1984), prin intermediul cărora determină închiderea stomatelor (Curvetto, 1982).

Interacţiunea dintre hormoni. În general, hormonii nu acţionează individual în ţesuturile plantelor, rezultatul acţiunii lor comu-

ne fiind dependent de relaţiile dintre hormoni (antagonism sau sinergism) şi de raportul cantitativ dintre aceştia.

Scott (1984) a precizat existenţa unor relaţii de antagonism între etilenă şi gibereline sau citochinine, în producerea senescenţei fructelor. Relaţii de antagonism se constată şi între acidul abscisic şi kinetine, în alungirea coleoptilului (Khan şi Downing, 1968) .

Relaţii de sinergism se constată între kinetină şi auxină, în procesul de biosinteză a etilenei.

Schimbarea raportului cantitativ dintre hormonii stimulatori şi cei inhibitori stă la baza mecanismului de declanşare a procesului de maturare a fructelor şi a repausului vegetativ (Scott, 1984).

Răspunsul la acţiunea hormonilor nu poate fi explicat de modificarea concentraţiei acestora, deoarece aceste modificări sunt relativ mici (Trewavas şi Jones, 1981). După Davies (1988), răspunsul la acţiunea hormonilor se datoreşte în principal modificării sensibilităţii ţesuturilor la acţiunea acestora.

Timpul de răspuns la acţiunea hormonilor, adică viteza de reacţie a ţesuturilor la aplicarea hormonilor este diferită. Unele reacţii de răspuns sunt foarte rapide, desfăşurându-se în câteva secunde sau minute. Un astfel de exemplu îl reprezintă închiderea stomatelor ca urmare a tratamentelor cu acid abscisic.

Închiderea stomatelor în condiţii de stres hidric se datoreşte creşterii concentraţiei de acid abscisic din aceste celule de 15–50 ori, în 4–8 ore (Walton, 1988).

Viteza de reacţie mare se constată şi în cazul extensiei celulare, determinată de tratamentele cu auxină.

În cazul altor reacţii declanşate de hormoni, timpul de răspuns poate fi mare: ore sau zile. Un astfel de exemplu îl constituie biosinteza amilazelor ca urmare a tratamentelor cu gibereline.

Funcţiile fiziologice ale hormonilor. Rezultatele cercetărilor din acest domeniu au fost rezumate în numeroase lucrări de specialitate de către: McMillan (1980), Scott (1984), Pharis şi Reid (1985), Dofflinger (1984), Wilkins (1985), Purohit (1985,1987) etc.

În afară de efectul specific pe care îl au hormonii asupra procesului de creştere şi maturare, aceştia influenţează şi numeroase alte procese, aşa după cum rezultă din datele prezentate în *tabelul 1.1.*

Rolul fiziologic al poliaminelor nu este bine precizat. Galston (1983) menţionează că aceste substanţe stimulează creşterea plantelor, dar au şi rolul de a stabiliza membranele plasmatice, de control al procesului de fosforilare a proteinelor nucleare, iar complexul

ADN-spermină protejează ADN-ul de denaturare. Evans şi Malmberg (1989) au constatat că poliaminele stimulează diviziunea celulelor, creşterea rădăcinilor, inducţia florală şi stimulează formarea fructelor. Tiburco ş.a. (1994) menţionează că în condiţii de stres, poliaminele intervin în diviziunea celulară, organogeneză şi senescenţă, în mod similar cu hormonii. Spermina stabilizează compoziţia moleculară şi păstrează integritatea tilacoidelor.

Acidul jasmonic rezultă ca produs final al biodegradării acizilor graşi, în citoplasmă, în prezenţa lipoxigenazei. Această substanţă are rol hormonal, influenţând numeroase procese fiziologice. Astfel, Sembder şi Parhier (1993) scot în evidenţă rolul stimulator al acidului jasmonic asupra diferenţierii, formării rădăcinilor adventive,

Tabelul 1.1. **Efectele fiziologice ale hormonilor**

Efectul fiziologic	Auxină	Gibereline	Etilenă	Citochinine	Acid abscisic
Diviziunea celulelor	+	+		+	
Extensia celulelor	+	+	–	–	–
Creşterea mugurilor laterali	–	+		+	+
Creşterea frunzelor	+ –	+ –		+	–
Formarea rădăcinilor	+	+ –		+	–
Căderea frunzelor	–	+	+		+
Formarea florilor mascule		+			+
Formarea florilor femele	+				+
Creşterea fructelor	+	+		+	+
Repausul seminal					+
Senescenţa			+		+
Mişcări (tropisme)	+	+			+
Fructe partenocarpice	+	+		+	

Tabelul 1.1. (continuare)

Maturarea fructelor	–	+	+		+
Căderea fructelor	–	+	+		+
Formarea nodozităţilor	+			+	
Germinarea seminţelor	+	+	–	+	–
Inhibarea degradării clorofilei				+	
Deschiderea stomatelor				+	–
Transportul asimilatelor	+				+
Formarea tuberculilor	–	–		+	
Inducţia florală		–		+	

+ efect stimulator; – efect inhibitor; + – efect dependent de specie.

întreruperii repausului vegetativ, maturării şi senescenţei fructelor, abscisiei frunzelor, biodegradării clorofilei, respiraţiei şi biosintezei etilenei. În acelaşi timp, acidul jasmonic inhibă creşterea în lungime a rădăcinii, formarea micorizelor, embriogeneza, germinarea seminţelor, formarea mugurilor floriferi, formarea tuberculilor, biosinteza carotenilor şi a clorofilei şi intensitatea procesului de fotosinteză.

Pigmenţii fotosensibili

Pigmenţii fotosensibili sunt substanţe capabile să recepţioneze energia din radiaţiile luminoase pe care o utilizează în procesul de fotosinteză sau pot recepţiona radiaţii cu diferite lungimi de undă, proces ce stă la baza orologiului biologic.

Din categoria pigmenţilor fotoreceptori fac parte:

– **pigmenţii clorofilieni**, care intră în alcătuirea antenelor fotoreceptoare şi a centrelor de reacţie a celor două fotosisteme şi care participă la realizarea procesului de fotosinteză (vezi cap. *Fotosinteză);*

- **pigmenţii carotenoizi** intră alături de clorofilă în alcătuirea antenelor fotoreceptoare şi, în urma acumulării în cromoplaste, conferă culoarea galbenă caracteristică pentru unele specii de fructe şi flori;
- **fitocromul** este un pigment fotoreceptor alcătuit dintr-o grupare cromoforă, formată din patru grupări pirolice şi o grupare proteică *(Fig. 1.21.)*. Greutatea moleculară a acestui pigment este de 124 000 Da (Viestra şi Quail, 1986). Există diferiţi fitocromi, dar se cunoaşte compoziţia numai a fitocromului A din cereale şi mazăre. Biosinteza proteinei are loc în citoplasmă şi este codificată în plantele de tomate de 7 gene PHY, iar numărul lor variază cu specia (Smith, 1995). Nu se cunoaşte situsul de biosinteză a grupării cromofore.

Fitocromul se găseşeşte sub două forme: fitocrom inactiv care are un maximum de absorbţie la lungimea de undă de 660 nm şi fitocrom activ care are maximumul de absorbţie la lungimea de undă de 730 nm.

Lumina determină transformarea fitocromului inactiv în fitocrom activ, iar întunericul catalizează desfăşurarea reacţiei în sens invers. Nu se cunoaşte însă dacă este vorba de o transformare directă a unui fitocrom în altul sau are loc descompunerea şi resinteza acestora (Mazliak,1982). După Salisbury şi Ross (1991), la lumină se blochează ARN_m care codifică sinteza fitocromului inactiv, iar ARN_m şi fitocromul inactiv sunt hidrolizaţi sau biodegradaţi. În acelaşi timp se formează ARN_m ce codifică sinteza proteinelor din fitocromul activ sau a protein-enzimelor ce intervin în sinteza fitocromului.

Poziţionarea fitocromului la nivel celular este diferită: poate fi legat de plasmalemă sau de membrana mitocondriilor şi a leucoplastelor (Pratt, 1979; Cedel şi Roux, 1980; Hilton şi Smith,1980) sau este localizat la nivelul membranei nucleare (Mackenzie şi colab., 1978).

Fitocromul este mai răspândit în regiunile apicale ale coleoptilului de la *Avena, Hordeum, Oryza* şi în frunzele aflate în faza de creştere. Conţinutul în fitocrom al seminţelor de *Avena* se triplează după trei zile de imbibiţie a acestora (Salisbury şi Ross, 1991).

Mecanismul de acţiune a fitocromului nu este bine precizat. Racusen şi Satter (1975) au precizat că sub acţiunea radiaţiilor roşii fitocromul determină depolarizarea membranelor. Aceasta determină deschiderea canalelor pentru calciu, favorizând pătrunderea pentru o perioadă scurtă a potasiului în celule, unde acţionează ca mesager secundar. Ford şi Kasemir (1980) consideră că fitocromul poate de-

termina modificarea expresiei genelor inducând biosinteza enzimelor implicate în sinteza protoclorofilidelor. Stimulează, de asemenea, formarea granelor cloroplastelor şi activitatea mitocondriilor care furnizează energia necesară pentru biosinteza clorofilei (Shropshire şi Mohr, 1983).

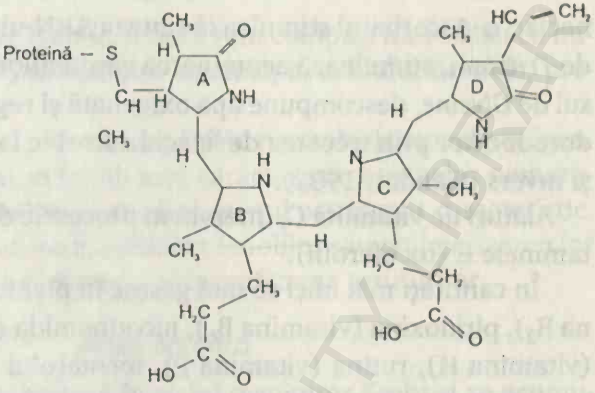


Fig. 1.21. Configuraţia fitocromului inactiv (după Hendricks şi Van der Woude, 1983)

În plante au fost identificaţi şi alţi pigmenţi fotosensibili cu absorbţia maximă în albastru şi, respectiv, în ultraviolet. Astfel, în cazul coleoptilului de *Avena*, fotoreceptorii sunt reprezentaţi de criptocrom, care se presupune că este o proteină având al doilea cromofor pterina (Terzaghi şi Cashmore, 1995). Foscket (1994) consideră că receptorul pentru radiaţiile albastre poate fi β-carotenul sau riboflavina. Un alt pigment fotosensibil (fotosensor UV-B) are absorbţia maximă în ultraviolet la lungimile de undă cuprinse între 290 şi 350 nm.

Prezenţa a două sau trei tipuri de pigmenţi fotoreceptori, care au maximumul de absorbţie la lungimi de undă diferite, permite plantelor să aprecieze durata timpului, constituind astfel orologiul biologic al plantelor.

Vitaminele

Vitaminele sunt substanţe bioactive de origine vegetală, care au diverse roluri în procesele fiziologice: transportul de electroni, reglarea potenţialului oxidoreducător, activarea enzimelor, biocataliză etc.

Cea mai importantă vitamină biosintetizată în plante este acidul ascorbic (vitamina C), al cărui conţinut variază între 3 mg şi 300 mg/100 g ţesut proaspăt.

Acidul ascorbic este un reductant al cărui rol fiziologic este încă neclar. α-Ascorbatul stimulează sinteza ARN-ului în nucleul celulelor de *Triticum*, stimulează acumularea carotenilor şi a clorofilei în calusul de *Glycine*, descompune apa oxigenată şi reglează potenţialul oxidoreducător prin trecerea de la acid ascorbic la acid dehidroascorbic şi invers (Gander, 1982).

Alături de vitamina C, intervin în procesele de oxidoreducere şi vitaminele E (tocoferolii).

În cantităţi mai mici se mai găsesc în plante: riboflavina (vitamina B_2), piridoxina (vitamina B_6), nicotinamida (vitamina PP), biotina (vitamina H), rutina (vitamina P), tocoferolul (vitamina E), filochinona (vitamina K_1), acidul pantotenic (vitamina B_5), acidul folic, sau mioinozitolul (bios 1).

Majoritatea vitaminelor din complexul B îşi exercită acţiunea lor fiziologică sub formă de coenzimă, în structura enzimelor. Astfel, tiamina (vit. B_1) sub formă de aminofosfat intră în compoziţia decarboxilazelor.

Tocoferolii (vit. E) stimulează germinarea seminţelor de *Triticum*. Astfel, concentraţia de 4–5 mg/100 g determină încolţirea seminţelor în proporţie de 75–93 %, în timp ce scăderea concentraţiei la 3 mg/100 g reduce procentul de germinare la 3–4 % (Dicks, 1965).

Conţinutul în α-tocoferol al plantelor ierboase este aproape constant pe parcursul perioadei de vegetaţie şi prezintă o acumulare în frunze, înainte de uscarea acestora (Crane, 1970).

Filochinonele (vit. K) se acumulează în proporţie mai mare în seminţele care germinează la lumină (Lichtenthaler,1973), dar conţinutul în filochinone rămâne aproape constant pe parcursul perioadei de vegetaţie (Crane, 1970). Rolul fiziologic al vitaminelor din grupa K constă în reglarea potenţialului oxidoreducător celular.

Mioinozitolul, acidul folic şi vitaminele din grupa B reprezintă substanţe cu rol stimulator în procesul de creştere al plantelor.

1.2.4. Substanţele secundare

Substanţele secundare sunt produse ale metabolismului, care se acumulează în vacuole, al căror rol fiziologic nu este bine precizat.

Aceste substanţe includ:

Substanţele fenolice

Din punct de vedere chimic, fenolii sunt compuşi hidroxilici cu nucleu aromatic, derivaţi ai acidului cinamic, ai acidului benzoic, precum şi ai taninurilor.

Fenolii simpli au rol protector apărând plantele de atacul patogen. Conţinutul mai ridicat în fenoli este caracteristic organelor nematurate, iar în cazul fructelor le conferă gustul astringent caracteristic. În ţesuturile supramaturate, oxidarea fenolilor sau polimerizarea lor determină pierderea astringenţei şi brunificarea ţesuturilor.

Acizii organici

Acizii organici se formează în ciclul respirator Krebs şi se acumulează în vacuolele celulelor tinere. Principalii acizi organici sunt: acidul malic, acidul citric, acidul tartric, acidul oxalic. Acidul fosfogliceric se formează în procesul de fotosinteză; cetoacizii rezultaţi din ciclul glicolitic şi ciclul Krebs sunt implicaţi în biosinteza aminoacizilor; acidul mevalonic este implicat în biosinteza carotenilor, a sterolilor, a giberelinelor etc., iar acidul shikimic este implicat în biosinteza ligninelor, a aminoacizilor aromatici şi a cumarinelor.

Acizii organici imprimă gustul astringent al fructelor nematurate, iar oxidarea acestora pe parcursul procesului de maturare sau transformarea lor în alţi compuşi organici contribuie la realizarea gustului specific.

Glicozizii

Glicozizii sunt substanţe care, prin hidroliză, se scindează într-o componentă glucidică şi o componentă neglucidică reprezentată de alcooli, fenoli, chinone, cumarine, flavonoide etc.

Cei mai răspândiţi glicozizi sunt: amigdalina din seminţele de măr, prun etc.; solanina din cartofi, tomatina din tomate şi sinigrina din hrean.

Rolul fiziologic al glicozizilor nu este bine precizat, dar s-a constatat că pot avea un rol important în apărarea celulelor la atacul microorganismelor parazite.

Alcaloizii

Alcaloizii sunt substanţe heterociclice azotate cu acţiune fiziologică pronunţată asupra organismului animal.

Principalii alcaloizi sunt: opiul, morfina, stricnina, cocaina, chinina, cofeina etc., dar rolul lor fiziologic în ţesuturile plantelor nu este bine cunoscut.

1.2.5. Substanţele anorganice

Substanţele anorganice existente în ţesuturile plantelor sunt reprezentate de substanţele minerale şi de apă.

Substanţele minerale

Substanţele minerale intră în compoziţia unor compuşi chimici cu rol structural, ca, de exemplu, azotul în proteine, fosforul în membranele plasmatice şi în peretele celular, calciul în protopectină, siliciul în peretele celular de la unele plante ierboase etc.

Substanţele minerale au, în acelaşi timp, şi un rol fiziologic specific, ele fiind componentele unor enzime (Cu, Mo, Fe, Zn), coenzime (N, S, P, Fe), pigmenţi (N, Mg) sau pot avea un rol activator sau inhibitor asupra unor sisteme enzimatice. Pot juca un rol important în reglarea permeabilităţii membranelor plasmatice (Ca, Na), în reglarea potenţialului bioelectric, a presiunii osmotice, în stabilizarea biocoloizilor plasmatici, în reglarea imbibiţiei etc.

Conţinutul în substanţe minerale este caracteristic pentru o specie, soi sau organ şi variază între anumite limite, în funcţie de factorii climatici, pedologici, dar şi de tehnologia de cultivare aplicată. Cel mai mic conţinut în substanţe minerale s-a determinat în rădăcină, iar cel mai mare, în frunze, care sunt considerate organe de depozitare a substanţelor minerale, iar căderea frunzelor este apreciată şi ca o cale de eliminare a excesului de substanţe minerale. De asemenea, conţinutul în substanţe minerale din plante creşte pe parcursul perioadei de vegetaţie.

În cazul plantelor perene, o parte din elementele minerale care au mobilitatea mai mare şi sunt necesare la ieşirea din repausul vegetativ sunt retranslocate din frunze în organele perene, înainte de căderea acestora.

Conţinutul în elemente minerale din plante este cuprins între 0,2 şi 4,0 %, raportat la substanţa proaspătă.

Cunoaşterea compoziţiei minerale a plantelor prezintă importanţă pentru aprecierea stării de nutriţie a plantelor, cât şi pentru aprecierea valorii alimentare a organelor comestibile.

Apa este prezentă în stare lichidă, sub formă de apă liberă şi apă legată, iar după Makovski, şi sub formă de apă biostructurată.

Importanţa apei în procesele fiziologice din plante este deosebit de mare.

- Apa constituie mediul de desfăşurare a reacţiilor biochimice celulare.
- Participă la transportul prin ţesuturi al substanţelor minerale şi organice dizolvate.
- Participă la menţinerea stării de turgescenţă.
- Participă la menţinerea temperaturii corpului plantelor. Vaporizarea şi eliminarea prin transpiraţie a unui gram de apă se face cu un consum de energie de 2,2 kJ.
- Participă la realizarea unor mişcări.
- Constituie sursă de materie primă în procesul de fotosinteză.

Conţinutul de apă al plantelor variază între limite foarte largi, şi anume, între 7 % şi 97 %, în funcţie de specie, organ şi ţesut.

Proporţia în care se află apa în ţesuturile plantelor influenţează capacitatea de păstrare a organelor comestibile şi sensibilitatea lor la manipulare şi la transport.

BIBLIOGRAFIE

Adams, D.O. şi *Yang, S.F.* – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1979, 76, 170–174.

Allen, S.N. – *Can. J. Bot.* 1980, 58, 787–796.

Andrews, T.J. şi *Lorimer, G.N.* – în Biochemistry of Plants, vol. 10, Hatch şi Bordman edit., New York, 1987.

Avers, C.J. – Molecular Cell Biology. New York. 1986.

Barbier-Brygoo, H. ş.a. – Proc. Natl. Acad. Sci. SUA. 1989, 86, 891–895.

Beevers, H. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1979, 30, 159–193.

Beyer, E.M. – Plant. Physiol. 1975, 56, 273–278.

Boulter, D. şi *Porther, B.* – Encycl. Plant. Physiol, vol. 14 A, Berlin, Heidelberg, New York, 1982.

Bruce, A. ş.a. – Molecular Biology of the Cell. New York, Londra, 1983.

Burzo, I. – Fiziologia şi tehnologia păstrării produselor horticole. Bucureşti, 1986.

Burzo, I. ş.a. – Bull. Acad. Sci. Agric. et Forest. 1987, 16, 109–115.

Cedil, T.E. şi *Roux, S.J.* – Plant. Physiol. 1980, 66, 696–703.

Chen, C.M. ş.a. – F.E.B.S. Lett. 1976, 64, 429–443.

Chen, C.M. – în Plant. Growth Substances. Wareing. edit. New York, 1980.

Chrispeels, M.J. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1991, 42, 21–53.

Christoffersen, R.L. şi *Laties, G.G.* – Pl. Sci. Lett. 1982, 19, 175–180.

Clowes,F.A.L. şi *Juniper, B.E.* – Plant. Cells. Oxford, 1968.

Cohen, J.D. şi *Bandurski, R.S.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1982, 33, 403–430.

Cohen, J.D. – What's New in Plant. Physiol. 1980, 14, 41–44.

Crane, F.L. – Prog. Phytochem. 1970, 2, 267–341.

Curvetto, N. ş.a. – Plant. Physiol. 1982, 69, 40–47.

Davies, J.P. – Encycl. Plant. Physiol, vol. 14 A, Berlin, Heidelberg, New York, 1983.

Davies, J.P. – Plant. Hormones and Their Role in Plant. Growth. Dordrecht, Boston, Londra, 1988.

Delmer, D.P. şi *Amor, Y.* – The Plant. Cell, 1995, 7, 987–1000.

Depta, H. ş.a. – Protoplasm. 1987, 136, 154–160.

Diboll, A.C. şi *Larson, D.A.* – Amer. J. Bot. 1966, 53, 391–402.

Dicks, M. – Wyo. Agric. Exp. Stn. Bull. 1965, 435, 1–193.

Ding, B. ş.a. – Protoplasma. 1992, 169, 28–41.

Ding, B. – Cell Biology. 1977, 7,48.

Diolez, P. – Plant. Sci. 1986, 43, 13–17.

Dorffling, K. ş.a. – Proc. Res. Inst. Pomol. Seria E, 1973, 3, 259–272.

Dorffling, K. – Il sistema ormonale delle piante. Bologna, 1984.

Dorffling, K. şi *Bottger, M.* – Planta. 1968, 80, 299–308.

Douce, R. şi *Joyard, J.* – La Recherche, 1977, 76, 527–537.

Duve, C. şi *Baudhum, P.* – Physiol.Rev. 1966, 46, 323–357.

Edwards, G. şi *Pickard, B.G.* – în The Cell Surface in Signal Transduction. Wagner, Greppin şi Millet edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1987.

Eeuwens, C.J. şi *Schwabe, W.W.* – J. Exp. Bot. 1975, 26, 1–14.

Ehlers, K. ş.a. – Planta, 1996, 199, 139–151.

Evans, P.T. şi *Malmberg, P.L.* – A.R.P.P.M.B. 1989, 40, 235–269.

Ferguson, I.B. ş.a. – XXI Int. Hort. Congr. Hamburg, 1982.

Findlay, G.P. şi *Hope, A.B.* – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 2, Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

Ford, M.J. şi *Kasemir, H.* – Planta. 1980, 150, 206–210.

Fosket, D.E. şi *Tepfer, D.A.* – In Vitro. 1978, 14, 63–73.

Fosket, D.E. şi *Morejohn, L.C.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1992, 43, 201–240.

Fosket, D.E. – Plant. Growth and Development. San Diego,New York, Boston, Londra, Sidney, Tokyo, Toronto, 1994.

Friend, J. şi *Rhodes, M.J.* – Recent Advances in the Biochemistry of Fruits and Vegetables. New York, Toronto, Sydney, San Francisco, 1981.

Fukada, E. – Wood Sci. Tech. 1968, 2, 299–307.

Galston, A.V. – Bioscience. 1983, 33, 382–388.

Gander, J.E. – în Encycl. Pant. Physiol, vol.13 A, Berlin, Heidelberg, New York, 1983.

Gaspar, T.H. – Peroxidases. Geneva, 1982.

Gerhardt, B. – Planta. 1983, 159, 238–246.

Goldschmidt, E.E. ş.a. – Plant. Physiol. 1977, 59, 193–195.

Grabokis, S. ş.a. – The Plant. Cell. 1993, 5, 23–38.

Grignon, C. şi *Sentenac, H.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1991, 43, 103–128.

Gunning, B.E.S. şi *Robards, A.W.* – Intercelular Communication in Plants: Studies on Plasmodesmata. New York, 1976.

Gutteridge, S. şi *Gatenby, A.A.* – The Plant. Cell, 1995, 7, 809–819.

Hagen, G. ş.a. – Planta. 1984, 162, 147–153.

Hall, R.H. – Rev. Plant. Physiol. 1973, 24, 415–444.

Hall, M.A. ş.a. – în Molecular Aspects of Hormonal Regulation of Plant. Development. Haga, 1990.

Hardin, J.W. ş.a. Biochem. Biophys. Acta. 1970, 224, 667–670.

Haupt, W. şi *Feinlech, M.E.* – Encycl. Plant. Physiol, vol. 7, Berlin, Heidelberg, New York, 1979.

Hedrich, R şi *Schroeder, J.I.* – A.R.P.P.M.B. 1989, 40, 539–569.

Helder, R.J. şi *Boerma, J.* – Acta Bot. Need. 1969, 18, 99–107.

Hicks, J. ş.a. – Science. 1989, 245, 52–54.

Hilton, J.R. şi *Smith, H.* – Planta. 1980, 148, 312–318.

Holtzman, E. – Lysosomes. New York, 1976.

Hooley, R. ş.a. – Hormone Perception and Signal Transduction in Animal and Plant. Londra, 1990.

Hornberg, C. şi *Weiler, E.W.* – Nature (London), 1984, 310, 321–324.

Huang, A.H.C. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1992, 43, 177–200.

Hulme, A.C. – The Biochemistry of the Fruits and Their Products. Londra, New York, 1971.

Jacobs, M. şi *Gilbert, S.F.* – Science. 1983, 220, 1297–1300.

Jacobsen, J.J. şi *Chandler, P.M.* – în Plant. Hormones and Their Role in Plant. Growth and Development. Davies edit. Dordrecht, Boston, Londra, 1988.

Jelsema, C.L. ş.a. – Proc. Indiana Acad. Sci. 1975, 84, 166–178.

Jones, R.L. şi *Price, J.M.* – Planta. 1970, 94, 191–202.

Jones, A.M. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1994, 45, 393–420.

Kallas, P. ş.a. – J. Plant. Physiol. 1990, 136, 225–230.

Kamiya, N. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1981, 32, 205–236.

Khan, A.A. şi *Downing, R.D.* – Physiol. Plant. 1968, 21, 1301–1307.

Kreil, G. – Ann. Rev. Biochem. 1981, 50, 317–348.

Kurkdjian, A. şi *Guern, J.* – A.R.P.P.M.B. 1989, 40, 271–303.

Last, R.L. şi *Fink, G.R.* – Science. 1988, 240, 305–310.

Leshem, Y., Halevy, A.H. şi *Frenkel, C.* – Processes and Control of Plant. Senescence. Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo, 1986.

Lichtenthaler, H.K. – Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1975, 86, 313–329.

Lieberman, M. – Postharvest Physiology and Crop Preservation. New York, Londra, 1983.

Liskens, H.F. şi *Heslop-Harrison, J.* – Encycl. Plant. Physiol. Berlin, Heidelberg, New York, 1984.

Lloyd, C.W. The Cytoskeleton in Plant. Growth and Development. Londra, 1982.

Low, P.S. şi *Chandra, S.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1994, 45, 609–631.

Lyons, J.M. şi *Raison, J.K.* – Progress in refrigeration Science and Technology. New York, 1973.

Lyr, H. – Natur Wis. 1957, 144, 235–238.

McLean, B.G. ş.a. – The Plant. Cell, 1997, 7, 1043–1054

Mackenzie, L.M.ş.a. – Am. J. Bot. 1978, 65, 617–676.

MacRobbie, A.C. – în Perspectives in Experimental Biology, vol. 2, Suterland edit. New York, 1976.

Mansfield, T.A. ş.a. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1990, 41, 55–75.

Mansfield, T.A., Hetherington, A.M. şi *Atkinson, C.J.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1990, 41, 55–75.

Matile P.H. – în Dynamic Aspects of Plant. Ultrastructure. Robard edit. New York, 1974.

Matto, A.K. ş.a. – în Postharvest Physiology Handling and Utilisation of Tropical and Subtropical Fruits and Vegetables. Pantastico edit. Westport, Conecticut, 1975.

Mazliak, P. – Physiologie vegetale. Paris, 1982.

Mc Millan, J. ş.a. – Tetrahedron. 1960, 11, 60–66.

Mc Millan, J. – Encicl. Plant. Physiol, vol. 9, Berlin, Heidelberg, New York, 1980.

Mennes, A.M. ş.a. – în Cell to Cell Signals in Plant. and Animal. Berlin, Heidelberg, New York, 1991.

Milborrow, B.W. – în Advanced Plant. Physiology. Wilkins edit., Londra, 1984.

Milburn, J.A. – Water Flow in Plants. Londra, 1979.

Mollenhauer, M.M. şi *Morre, D.J.* – în The Biochemistry of Plants, vol. 1, Tolbert edit. New York, 1980.

Monma, M. ş.a. – Biosc. Biotechnol. Biochem. 1992, 56,1036–1044.

Moore, D.J. ş.a. – Biochem. Biophys. Acta. 1979, 559, 71–78.

Morita, Y. ş.a. – Agric. Biol. Chem. 1967, 26, 442–445.

Mudd, B. – în The Biochemistry of the Plants, vol. 4. Stumpf edit. New York, 1980.

Neuhoff, V. şi *Friend, J.* – Cell to Cell Signals in Plants and Animals. Berlin, Heidelberg, New York, 1991.

Parthier, B. – Biochem. Physiol. Plants. 1979, 174, 173–214.

Perrel, C. şi *Greppin, H.* – Plant. Cell Physiol. 1972, 13, 151–156.

Pharis, R.P. şi *Reid, D.M.* – Encycl. Plant. Physiol, vol. 11, Berlin, Heidelberg, New York, 1985.

Potts, W.C. ş.a. – Physiol. Plant. 1985, 63,357–364.

Pratt, L.H. – Photochem. Photobiol. Rev. 1979, 4, 59–124.

Pressey, R. – J. Food Sci. 1972, 4, 5–21.

Purohit, S.S. – Hormonal Regulation of Plant. Growth and Development, vol. 1, Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985.

Purohit, S.S. – Hormonal Regulation of Plant. Growth and Development, vol. 2, Dordrecht, Boston, Lancaster, 1987.

Racusen, N.H. şi *Satter, R.L.* – Nature, 1975, 255, 408–410.

Rhodes, M.C. – în Senescence in Plants. Thimann edit. Boca Raton, Florida, 1980.

Robards, A.W. şi *Clarkson, D.T.* – în Intraceluler Communication in Plants. Gunning şi Robards edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

Robards, A.W. şi *Lucas, W.J.* – A.R.P.P.M.B. 1990, 41, 369–419.

Romberger, J.A. ş.a. – Plant. Structure: Function and Development. Berlin, Heidelberg, New York, 1993.

Rubinştein, B. şi *Luster, D.G.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1993, 44, 131–155.

Rudiger, W. şi *Scheer, H.* – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 16 A, Berlin, Heidelberg, New York, 1983.

Salisbury, F.B. şi *Ross, C.W.* – Plant. Physiology. Belmont, California, 1991.

Samuels, A.L. şi *Bisalputra, T.* – J. Cell Biol. 1990, 97, 157–165.

Schneider, G. şi *Schmidt, J.* – în Plant. Growth Substances. Pharis şi Rood edit. Heidelberg, 1988.

Schropshire,W. şi *Mohr, H.* – Encycl. Plant. Physiol, vol. 16 B, Berlin, Heidelberg, New York, 1983.

Scott, T.K. – Encycl. Plant. Physiol, vol. 10, Berlin, Heidelberg, New York, 1984.

Semder, G.S. şi *Parhier, D.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1993, 44, 569–589.

Sestak, Z. – Photosinthesis During Leaf Development. Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985.

Sibaoka, T. – Symp. Soc. Exp. Biol. 1966, 20, 49–73.

Singer, S.G. – Ann. Rev. Biochem. 1974, 43, 805–833.

Sinyuchin, A.M. şi *Gorchakov, U.V.* – Fiz. Rast. 1986, 15, 477–487.

Smith, A.R. şi *Hall, M.A.* – Pl. Growth Regulation. 1985, 2, 151–165.

Smith, H. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1995, 46, 289–315.

Sossountzov, L. ş.a. – Planta. 1988, 175, 291–304.

Sponsel, V.M. – în Plant. Hormones and Their Role in Plant. Growth and Development. Dordrecht, Boston, Londra, 1988.

Stadle, E. şi *Henzler, T.* – J. Exp. Bot. 1995, 46, 1067–1076.

Steck, T.L. şi *Fox, C.F.* – în Membrane Molecular biology. Fox şi Keith edit. Stanford, 1972.

Stein, W.D. – Transport and Difusion Across Cell Membranes. New York, 1986.

Tanford, C. – The Hydrophobic effect Formation of Micells and Biological Membranes. New York, 1980.

Tanner, W. şi *Loewus, F.A.* – Encycl. Plant. Physiol, vol. 13 B, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1982.

Thimann, K.U. – The auxins. Londra, 1969.

Thimann, C.V. – Senescence in Plants. Boca Raton, Florida, 1980.

Thompson, W.W. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1980, 31, 375–399.

Tiburco, A.F. ş.a. – J. Exp. Bot. 1994, 45, 1789–1800.

Titus, D.E. şi *Becker, W.M.* – J. Cell Biol. 1985, 101, 1288–1299.

Trewawas, D.J. şi *Jones, A.M.* – Wat's New in Plant. Physiol. 1981, 12, 5–8.

Triggle, D.J. – Biochemical Pharmacology of Calcium Blokers. New York, 1982.

Tzagaloff, A. – Mithocondria. New York, 1982.

Viestra, R.D. şi *Quail, P.M.* – în Photomorphogenesis in Plants. Boston, 1986.

Walton, D.C. – în Plant. Hormones and Their Role in Plant. Growth and Development. Davies edit. Dordrecht, Boston, Londra, 1988.

Weiler, F.W. şi *Schroder, J.* – Trends Biochem. Sci. 1987, 12, 271–275.

Whetten, R. şi *Sederoff, R.* – The Plant. Cell. 1995, 7. 1001–1013.

Wilkins, M.B. – Advances in Plant. Physiology. Essex, 1985.

Williamson, R.E. şi *Ashley, C.C.* – Nature. 1982, 296, 647–651.

Willison, J.H.M. – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 13 B, Tanner şi Loewus edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1983.

Woltering, E.J. ş.a. – Plant. Physiol. 1995, 109, 1219–1225.

Wrischer, M. ş.a. – Acta Bot. Croat. 1986, 45, 43–54.

Yamaki, J. şi *Fujii, T.* – în Biochemistry and Physiology of Plant. Growth Substances. Ottawa, 1986.

BCU IAŞI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Capitolul 2
Absorbţia apei şi a substanţelor minerale de către plante

Apa şi substanţele minerale, alături de dioxidul de carbon, sunt principalii compuşi anorganici utilizaţi de către plante pentru biosinteza substanţelor specifice.

Apa reprezintă solventul pentru numeroase substanţe anorganice, care sunt absorbite din această soluţie de către rădăcinile plantelor şi sunt transportate prin ţesuturi simultan cu apa. Concomitent are loc şi absorbţia unor compuşi organici cu greutate moleculară mai mică: aminoacizi, glucide solubile, acizi organici etc., rezultaţi din biodegradarea resturilor vegetale din sol.

Organul specializat pentru absorbţia apei şi a substanţelor minerale este rădăcina, dar în cantităţi mici aceste substanţe pot fi absorbite şi prin alte organe ale plantelor, în special prin frunze.

2.1. Adaptările rădăcinii pentru absorbţia apei şi a substanţelor minerale

Rădăcina prezintă adaptări specifice pentru realizarea procesului de absorbţie a apei şi substanţelor minerale, care se reflectă în structura acestora.

La exteriorul rădăcinii se află rizoderma, alcătuită din celule cu pereţii subţiri, acoperite de un strat de mucilagii care permite trecerea cu uşurinţă a apei şi substanţelor minerale (Chaboud şi Rougier, 1986).

Partea apicală a rădăcinii îndeplineşte funcţia de creştere. Vârful acesteia este acoperit de piloriză, care o protejează în timpul penetrării printre particulele solului, iar meristemul apical, situat sub aceasta, prin diviziuni repetate sporeşte numărul celulelor *(Fig. 2.1.)*.

Meristemul radicular al plantelor de *Vicia faba* produce 400–600 noi celule/apex/zi, iar cel de la *Zea mays* circa 21000 celule/apex/zi (Rougier, 1981). În această zonă lipsesc perii absorbanţi şi vasele conducătoare, iar absorbţia apei se reduce la cea utilizată pentru imbibiţia coloizilor citoplasmatici şi la cea acumulată în vacuole.

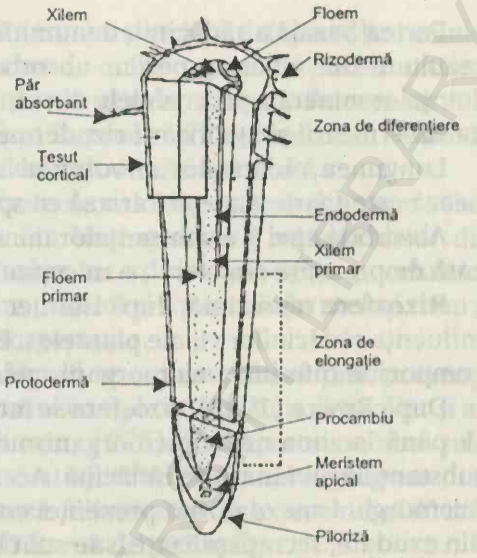


Fig. 2.1. Structura longitudinală a rădăcinii

Zona perilor absorbanţi este specializată în absorbţia apei şi a substanţelor minerale. La exterior se află celule rizodermice modificate, specializate pentru absorbţie: *perişorii absorbanţi*. Aceştia au lungimea de 0,15–8,0 mm şi grosimea de aproximativ 0,1 mm. Cea mai mare parte din celulă este ocupată de vacuolă, în timp ce în vârful părului absorbant este localizat nucleul, înconjurat de masa citoplasmatică. Pereţii celulari sunt formaţi din caloză, care este un β-glucan, ce conferă celulelor o mare permeabilitate pentru apă. Caloza se biosintetizează în complexul Golgi şi este transportată de veziculele golgiene până la plasmalemă, pe care o străbate prin pinocitoză, după care se depune la exteriorul părului absorbant (Mollenhauer şi Morre, 1980).

Numărul perilor absorbanţi variază în funcţie de specie, fiind mai mic la cele lemnoase (217 peri/mm^2 la *Pinus sylvestris*) şi mai mare la cele ierboase (2500 peri/mm^2 la *Secale cereale*).

Durata vieţii perişorilor absorbanţi este de 50–70 de zile la *Triticum* şi 120 zile la *Oryza*.

Dimensiunile rădăcinilor sunt impresionante. Astfel, plantele de *Secale cereale* au circa 14 miliarde de peri absorbanţi a căror lungime totală depăşeşte 600 km, suprafaţa lor este de aproximativ 400 m^2, iar în fiecare zi se formează aproximativ 100 milioane peri absorbanţi noi. Ritmul de creştere a perilor absorbanţi este de 5–10 mm/zi (Sebaneck, 1992).

Partea bazală a rădăcinii, denumită *zona aspră*, prezintă cicatrice rezultate din moartea perilor absorbanţi. Absorbţia apei şi a substanţelor minerale prin celulele din această zonă este redusă, din cauza suberificării şi lignificării rizodermei.

Lungimea rădăcinilor şi volumul solului din care se aprovizionează este foarte mare şi variază cu specia.

Absorbţia apei şi a substanţelor minerale prin rădăcină este favorizată de prezenţa rizosferei, a micorizelor şi a bacteriorizelor.

Rizosfera reprezintă, după Haltner (1904), zona din sol aflată sub influenţa rădăcinilor vii ale plantelor. Ea are o extindere variabilă şi o compoziţie diferită a microorganismelor.

După Rovira (1983), rizosfera se întinde între rădăcinile plantelor şi până în zona unde microorganismele nu mai sunt influenţate de substanţele eliminate de rădăcină. Această zonă de sol este bogată în microorganisme, datorită prezenţei compuşilor organici care provin din exudate, secreţii şi lizate, sau sunt biosintetizate de celulele glandulare, aşa cum este cazul mucilagiilor.

Lynch şi Whipps (1990) au apreciat că 30–60 % din produsele fotosintetizate sunt destinate rădăcinii, iar dintre acestea, speciile anuale elimină în sol circa 40 %, cele arborescente — circa 70 %.

Exudatele sunt compuşi cu greutatea moleculară mică, care trec din celule în spaţiile intercelulare şi apoi în sol. Transportul acestor substanţe se face pe cale pasivă, iar exudatul solubil total variază între 10 şi 100 g/kg rădăcini (Newman, 1985), reprezentând aproximativ 12 până la 40 % din produsele fotosintetizate (Whipps şi Lynch, 1986).

Exudatele eliminate de rădăcinile plantelor de *Zea mays* conţin: proteine, acizi organici, aminoacizi, acizi uronici, fenoli şi elemente minerale (calciu, cupru, plumb). Exudatele pot conţine şi substanţe semnal, aşa cum este luteolina care atrage chimiotactic bacteriile din genul *Rhizobium*, ca biocanina care stimulează fixarea ciupercilor micoritice vezicular-arbusculare sau ca acidul palmitic, care stimulează fixarea ciupercilor ectomicoritice.

Printre substanţele exudate se pot găsi şi compuşi allelopatici, care inhibă creşterea altor plante. Aşa este cazul exudatelor eliminate de rădăcinile speciei *Juglans*. Compuşii allelopatici sunt reprezentaţi de: acid galic, taninuri, alcaloizi, purine, lactone etc.

Secreţiile constau din compuşi organici cu greutate moleculară mică sau mare, care rezultă din procesele metabolice şi care sunt eliminaţi din rădăcini pe cale activă.

Lizatele sunt constituite din compuşi rezultaţi din autoliza celulelor senescente sau a celor atacate de microorganisme parazite. Compuşii de biodegradare rezultaţi sunt eliminaţi în sol. Pe această cale circa 10–16 % din carbonul fixat în procesul de fotosinteză revine în sol, participând astfel la circuitul carbonului în natură.

Mucilagiile sunt biosintetizate de celulele externe din zona subapicală a rădăcinii sau provin din biodegradarea poliglucidelor din pereţii celulari. Aceste substanţe au rol de protecţie a celulelor rădăcinii la penetrarea acestora prin sol şi constituie în acelaşi timp şi substrat nutritiv pentru microorganisme.

Celulele subapicale ale rădăcinii se caracterizează prin prezenţa unui reticul endoplasmatic, a unui complex Golgi bine dezvoltat şi au funcţii secretoare (Gill, Tomlinson, 1975). Transportul acestor substanţe prin citoplasmă se face cu ajutorul veziculelor golgiene, iar prin plasmalemă, prin pinocitoză. Eliminarea la exteriorul rădăcinii a acestor substanţe se face sub formă de picături.

Mucilagiile produse de rădăcinile de *Zea mays* conţin: β-1,4-glucani, arabinoză, acid galacturonic, fenoli (acid ferulic) şi proteine (Rougier, 1981), iar cantitatea acestora variază între 20 şi 30 mg/g.

Prezenţa exudatelor, secreţiilor, lizatelor şi a mucilagiilor în solul din apropierea rădăcinii plantelor favorizează dezvoltarea microflorei şi a microfaunei. După Hofmann ş.a. (1995), microflora din sol până la adâncimea de 15 cm este alcătuită din: 139 kg/ha alge, 10 080 kg/ha bacterii şi 10 000 kg/ha ciuperci, iar microfauna este cuantificată la 379 kg/ha.

După Rovira şi Davey (1974), numărul microorganismelor din rizosferă variază între $5x10^8$ şi $3x10^9$ bucăţi/g sol. Cel mai mare număr de microorganisme a fost determinat la distanţa de 1–2 mm faţă de rădăcini. În cazul plantelor de porumb, Schonwitz şi Ziegler (1986) au determinat următoarea repartiţie a bacteriilor la nivelul rădăcinilor: 4 % în zona apicală, 7 % în zona perilor absorbanţi şi 20 % în zona bazală.

Intensitatea procesului de respiraţie a microorganismelor din sol este în medie 6 mg CO_2/kg sol/ oră.

În rizosferă se găsesc ciuperci saprofite, bacterii chimiosintetizante (nitrobacterii, sulfobacterii, ferobacterii), bacterii denitrificatoare, bacterii fixatoare de azot molecular liber din sol, iar în stratul superficial de sol sunt prezente alge şi bacterii pigmentate capabile să fixeze dioxidul de carbon prin reacţii de fotosinteză. Toate aceste microor-

ganisme efectuează activităţi specifice şi benefice pentru rădăcinile plantelor. În acest sens se poate menţiona:

- fixarea azotului atmosferic de către *Azotobacter*, în cantitate de circa 60 kg/ha (Parker, 1957);
- transformarea azotului amoniacal în nitraţi (nitrificare) de către bacteriile *Nitrosomonas* şi *Nitrobacter* (Bartholomev şi Clark, 1965);
- descompunerea de către bacterii a formelor insolubile de fosfaţi, care devin astfel accesibili pentru rădăcinile plantelor (Hayman, 1975).

Micorizele reprezintă simbioze dintre rădăcinile plantelor şi hifele unor ciuperci. Acestea se găsesc frecvent la plantele care cresc pe soluri sărace în substanţe minerale. În aceste soluri ciupercile datorită chimiotropismului şi a hidrotropismului lor pozitiv pot depista şi absorbi cantităţi mici de apă şi substanţe minerale din sol, pe care le cedează plantei, iar planta aprovizionează ciuperca cu glucide produse în fotosinteză.

Lauchli şi Bielski (1983) au apreciat că 2/3 din plantele care cresc în Europa au micorize, inclusiv plantele leguminoase, iar, după Clignez (1993), 83 % din plantele dicotiledonate şi 7 % din cele monocotiledonate au micorize. Sunt lipsite de micorize plantele din familiile: *Cruciferae, Caryophyllaceae, Cyperaceae, Chenopodiaceae* etc.

În condiţiile cultivării plantelor pe soluri bogate în substanţe minerale şi cu umiditate corespunzătoare, unele plante, ca, de exemplu, pomii fructiferi, pot creşte fără micorize. De asemenea, în timpul verii, în condiţii de secetă, micorizele pot dispare şi se refac când condiţiile din sol devin favorabile.

Ciupercile micoritice nu au specificitate pentru planta-gazdă şi o plantă-gazdă poate forma micorize, simultan cu mai multe specii de ciuperci. După Harly (1984), numai în foarte puţine cazuri există o specificitate între ciupercile micoritice şi planta-gazdă. Recunoaşterea dintre ciuperci şi rădăcinile plantelor se face înainte ca acestea să ajungă în contact, prin substanţele solubile sau prin compuşii organici volatili eliminaţi în rizosferă (Koide şi Screiner, 1992).

Procesul de formare a micorizelor se realizează, după Nicolson (1986), în şase faze:

– *faza trofică* în care germinarea sporilor este stimulată de substanţele exudate de rădăcinile plantei-gazdă, iar creşterea hifelor este stimulată atât de exudate, de substanţele flavonoide (apigenina, naringenina, hesperitina), cât şi de dioxidul de carbon (Koide şi

Schreiner, 1992). După Melin (1963), exudatele conţin o substanţă activă stimulatoare, care a fost denumită factorul M, dar a cărei compoziţie nu este încă cunoscută. Nu se ştie dacă ciupercile micoritice sunt recunoscute de celulele plantei-gazdă sau recunoaşterea nu este necesară datorită faptului că ciupercile micoritice nu declanşează mecanismele de apărare ale plantei-gazdă;

- *adeziunea*, fază în care hifele se dezvoltă în strâns contact cu suprafaţa rădăcinii şi în care, probabil, poate avea loc şi recunoaşterea dintre ciupercă şi planta-gazdă;
- *penetrarea hifelor* în lungul pereţilor celulari sau prin aceştia cu ajutorul enzimelor. Nu se cunoaşte cu exactitate dacă enzimele sunt ataşate de hife sau sunt secretate de acestea;
- *exploatarea celulelor* plantei-gazdă se realizează probabil cu zona terminală a hifelor, în care pereţii celulari nu au ajuns la maturitate. Bonfante-Fasolo şi Gianinazzi-Pearson (1986) au ajuns la concluzia că planta-gazdă şi ciupercile comunică prin pereţii celulari care îşi reduc rigiditatea şi îşi măresc plasticitatea şi prin plasmalema care este sintetizată în jurul structurilor intracelulare;
- *faza de maturitate* în care hifele ciupercii şi celulele plantei-gazdă sunt active şi care durează, în cazul micorizelor arbuscular-veziculare, de la 2 până la 15 zile;
- *faza de senescenţă* în care hifele nu mai sunt active şi sunt încapsulate cu material secretat de celulele plantei-gazdă şi care pot fi colonizate de către alte hife.

Nu se cunoaşte cu exactitate dacă plantele-gazdă se opun infecţiei cu ciuperci micoritice, dar s-a remarcat faptul că la interfaţa gazdă – patogen are loc acumularea de fenoli. Se pare că de cele mai multe ori reacţiile de apărare nu sunt finalizate, probabil datorită recunoaşterii dintre gazdă şi patogen.

Celulele infectate nu au modificări citologice importante, iar reacţiile de apărare a plantei sunt reduse.

În funcţie de locul de fixare a hifelor se deosebesc *ectomicorize* şi *endomicorize*.

Ectomicorizele se întâlnesc la *Pinaceae, Fagaceae, Betulaceae, Salicaceae*, la unele graminee cultivate şi spontane, la ceapă şi la unele *Gymnosperme* şi se realizează cu specii din 25 de familii de *Bazidiomycetes*, 7 familii de *Ascomycetes* şi 1 familie de *Zigomycetes* (Duddridge, 1986). Acest tip de micoriză se întâlneşte doar la 3 % plante din *Spermatophyta*.

Hifele acestor ciuperci formează în jurul radicelelor un manşon cu dimensiunile de 300–350 μm — 20–40 μm, exceptând ţesutul meristematic din apexul rădăcinii. Unele hife pătrund şi între celulele rizodermei, după hidroliza enzimatică a lamelei mediane (Waringhton ş.a., 1981) şi uneori chiar şi între celulele corticale. Aceste hife alcătuiesc o reţea numită ***reţeaua lui Hartig***, care reprezintă zona de schimb dintre ciupercă şi celulele rădăcinii (Duddrige şi Read, 1984). Hifele care formează această reţea sunt, probabil, acelulare şi au rolul de transfer (Massicotte şi colab., 1986). Aceste hife împreună cu cele care alcătuiesc manşonul reprezintă circa 40 % din totalul miceliului, iar restul de 60 % din hife se prelungesc în sol unde formează o reţea cu mare capacitate de absorbţie (Harley şi Smith,1983).

Durata de viaţă a hifelor micoritice variază între 6 şi 24 luni (Harley şi Smith, 1983).

În rădăcinile senescente, celulele corticale se izolează prin întreruperea plasmodesmelor, iar hifele care pătrund în aceste celule pot deveni saprofite sau parazite.

Endomicorizele se întâlnesc, după Tinker şi Gildor (1983), la cereale şi la unele plante din zonele arctice, tropicale şi deşertice. Acest tip de micoriză a fost identificat şi la seminţele plantelor orhidee, care au puţine substanţe de rezervă, micorizele asigurând aprovizionarea embrionului până la formarea organelor asimilatoare (Liskens şi Heslop-Harrison, 1984).

Unele specii de *Cupressaceae, Salicaceae, Iuglandaceae, Tileaceae* şi *Mirtaceae* au atât endo-, cât şi ectomicorize.

Penetrarea ciupercilor micoritice între şi în celulele rădăcinilor se face atât pe cale mecanică, cât şi pe cale enzimatică, iar hifele se alungesc pe măsură ce creşte rădăcina.

În funcţie de structura lor, se deosebesc trei tipuri de endomicorize: vezicular-arbuscular, ericoid şi arbutoid.

Endomicorizele de ***tip vezicular-arbuscular*** se întâlnesc la peste 23100 de specii, care includ majoritatea angiospermelor şi gymnospermelor. Ciupercile care formează aceste micorize fac parte din *Zigomicete*, familia *Endogonaceae*, genurile *Glomus*, *Acaulospora*, *Gigaspora* şi *Sclerocystis*. Nu există o specificitate între plantele-gazdă şi ciupercile din genurile menţionate (Duddridge, 1985).

Ciupercile care formează micorize de acest tip nu formează un manşon compact în jurul rădăcinilor, iar hifele care pătrund în rădăcină dau naştere în celulele corticale la structuri ovoidale denu-

mite *vezicule* şi la structuri ramificate, *arbuscule* (Hadley, 1988). Veziculele constituie situsurile de depozitare a substanţelor de rezervă, iar arbusculele reprezintă structurile prin care are loc schimbul de substanţe nutritive dintre ciuperci şi planta-gazdă (Bonfante-Fasolo, 1984).

Arbusculele sunt înconjurate cu o membrană periarbusculară, care provine din plasmalemă. Aceasta înconjoară complet arbusculele şi împiedică contactul direct între ciupercă şi citoplasmă. Compoziţia, structura şi transportul prin această membrană este similar cu al plasmalemei. Arbusculele senescente degenerează şi sunt lizate de celulele rădăcinii, care revin la faza iniţială putând fi din nou invadate de hifele micoritice (Gianinazzi-Pearson, 1996).

Celulele infectate nu prezintă modificări citologice însemnate, iar reacţiile de apărare a plantei sunt reduse. Balestrini (1992) a observat că vacuola scade ca volum, citosolul se măreşte, mitocondriile, plastidele, complexul Golgi şi reticulul endoplasmatic proliferează, iar nucleul migrează în centrul celulei unde se hipertrofiază.

Endomicorizele de ***tip ericoid*** reprezintă simbioze dintre ciupercile ascomicete şi rădăcinile plantelor *Ericaceae*. Hifele formează la suprafaţa rădăcinii o teacă laxă, iar la interiorul celulelor-gazdă formează vezicule (Harley, 1984).

Ciupercile bazidiomicete, care formează ectomicorize la plantele conifere, dau naştere la endomicorize de ***tip arbutoid*** la speciile *Pyrolaceae* şi la unele *Ericaceae*. Hifele micoritice formează la suprafaţa rădăcinii o teacă, între celulele corticale formează reţeaua lui Hartig, iar la interiorul celulelor dau naştere la arbuscule (Molina şi Troppe, 1982).

Durata de viaţă a endomicorizelor este de circa 2–15 zile.

Endoectomicorizele sunt citate de Lutge, Kluge şi Bauer (1983) ca un tip aparte de micorize, în timp ce alţi autori consideră că sunt fie ectomicorize, fie endomicorize.

Ashford ş.a. (1989) au precizat că substanţele absorbite din sol de ciupercile ectomicoritice sunt transportate pe cale simplasmică, după care sunt eliberate în apoplastul rădăcinii. În cazul endomicorizelor, substanţele nutritive ajung în arbuscule de unde pot difuza direct în celulele rădăcinii în care se află acestea sau sunt eliberate ca urmare a degenerării hifelor.

Substanţele organice necesare nutriţiei ciupercilor provin din plante şi sunt reprezentate, în general, de zaharoză, iar transportul acestei substanţe în hife este reglat de numărul arbusculelor.

Conţinutul în zaharoză al hifelor micoritice se menţine la un nivel coborât, prin transformarea acesteia în substanţe de rezervă (glicogen, acizi organici), ceea ce favorizează difuzia continuă a acestei substanţe din rădăcini în hife.

Lutge, Kluge şi Bauer (1993) consideră că veziculele endomicorizelor constituie situsurile de depozitare a glicogenului.

Ciupercile micoritice au efecte pozitive asupra proceselor fiziologice din plantele-gazdă care pot fi concretizate în următoarele:

- Procesul de fotosinteză din plantele-gazdă este stimulat de prezenţa micorizelor, intensitatea acestui proces fiind mărită ca urmare a cererii sporite pentru fotosintetizante (Harris ş.a., 1985).
- Micorizele îmbunătăţesc nutriţia cu fosfor a plantelor-gazdă. Polifosfaţii absorbiţi de ciuperca micoritică din sol sunt transportaţi în hifele din rădăcina plantelor-gazdă. Nu se cunoaşte însă modul cum se realizează transportul acestora în celulele rădăcinii plantei-gazdă (Gianinazzi-Pearson şi Gianinazzi, 1986). Cercetările efectuate de Clingnez (1993) au precizat că în cazul solurilor bogate în fosfor se produce inhibarea procesului de formare a micorizelor. Schwab ş.a. (1991) au constatat că transportul fosforului din hife în celulele rădăcinii plantelor simbiotice are loc sub formă de triozofosfat. Ca urmare, în condiţiile unui exces de fosfor, glucidele sunt utilizate pentru transportul acestui ion, în detrimentul nutriţiei ciupercii şi din această cauză colonizarea este mai redusă.
- Ciupercile micoritice sunt implicate în diferitele etape ale metabolismului azotului, respectiv în descompunerea compuşilor organici cu azot, translocarea în celulele plantei-gazdă a formelor solubile de azot organic (aminoacizi) şi anorganic (NH_4^+ şi NO_3^-) şi în asimilarea azotului mineral (Plassard ş.a., 1986).
- Micorizele măresc volumul de sol explorat şi totodată suprafaţa prin care se absoarbe apa din sol, ceea ce conduce la îmbunătăţirea regimului hidric al plantelor micoritice (Boidin, 1986) şi totodată la creşterea rezistenţei plantelor la stresul hidric.
- Producerea de către ciupercile micoritice a unor substanţe fitoactive (auxine, citochinine, etilenă sau metaboliţi activi) influenţează activitatea microorganismelor din sol şi metabolismul rădăcinii plantei-gazdă (Barea, 1985).

Cercetările referitoare la inocularea rădăcinilor de măr, portaltoiul M 7, cu *Glomus epigeaeum* au evidenţiat că după 7 săptămâni plantulele inoculate au avut înălţimea mai mare cu 170 %, greutatea

uscată şi suprafaţa foliară mai mare cu 190 % comparativ cu martorul neinoculat.

Bacteriorizele reprezintă simbioze dintre bacterii şi celulele din rădăcinile plantelor leguminoase. În acest proces sunt implicate patru genuri de bacterii: *Rhizobium, Bradyrhizobium, Sinorhizobium* şi *Azorhizobium*, iar recent se menţionează şi un al cincilea gen: *Photorhizobium*.

Caracteristica simbiozei constă în formarea unei structuri specifice "nodul", a cărei dezvoltare nu este necesară pentru viaţa plantei în condiţiile unei aprovizionări corespunzătoare cu azot.

În cazul acestei simbioze s-a constatat o specificitate între bacterii şi specia plantei. Recunoaşterea dintre bacterii şi rădăcinile plantelor se realizează pe cale chimică, pe baza interacţiunii dintre oligoglucidele din capsula bacteriană şi substanţele specifice din pereţii celulelor rădăcinii. Astfel, oligoglucidele din capsula bacteriei *Bradyrhizobium japonicum* sunt recunoscute cu ajutorul glicoproteinei lectină din rădăcinile de *Glycine max* (Dazzo şi Hubbell, 1975), iar cele de la *Rhizobium trifolii* sunt recunoscute cu ajutorul proteinei trifoliină din rădăcinile de *Trifolium* (Sequeira, 1984). Bacteriorizele plantelor din genurile *Vicia, Lens, Cicer* şi *Pisum* rezultă din simbioza cu bacteria *Rhizobium leguminosarum*, cele de la genul *Medicago* cu *Rhizobium meloliti*, cele de la *Lupinus* cu *Rhizobium lupini* şi de la *Phaseolus* cu *Rhizobium phaseoli*.

Biosinteza lectinei este codificată de o familie de 4 gene, din care doar una este funcţională (Stancey ş.a., 1992). Lectina sintetizată este secretată la suprafaţa celulelor rizodermice sau în rizosferă, facilitând recunoaşterea speciei de leguminoase, de către bacterii. Bacteriile sunt atrase chimiotactic de către rădăcinile plantelor leguminoase. O substanţă flavonoidă, produsă de rădăcini (luteolină, naringenină, daidzeină etc.), determină expresia genelor "nod" din bacterii, care codifică în faza iniţială a nodulării enzimele implicate în biosinteza lipo-chitin-oligoglucidelor cunoscute ca factor "Nod". Acest factor, în concentraţie de 10^{-12} M (Leruge ş.a., 1990), determină curbarea perilor absorbanţi şi expresia unor gene specifice din celulele rizodermei. Expresia genelor ENOD-5 (Scheres, 1990), ENOD-12 (Scheres, 1990 b), ENOD-40 (Matvienco, 1994) se manifestă numai în timpul procesului de nodulare prin sinteza de substanţe ce activează acest proces.

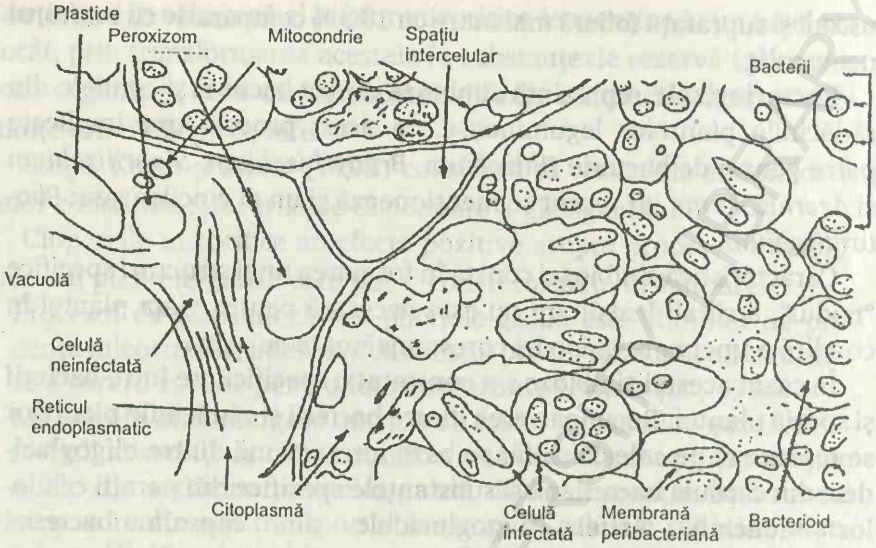


Fig. 2.2. Structura celulelor din bacterioizi

După recunoaşterea dintre bacterii şi plante, bacteriile se fixează pe un receptor de pe suprafaţa rădăcinilor cu ajutorul unei proteine (ricadesin), cu greutatea moleculară de 14 kDa.

Pătrunderea bacteriilor în celulele rădăcinilor este un proces complex care se realizează astfel:

- Pereţii celulari sunt biodegradaţi în prezenţa enzimelor: pectinaze, hemicelulază şi celulază.
- Bacteriile ajunse la nivelul plasmalemei sunt înglobate în celulă printr-un proces de endopinocitoză după care sunt înconjurate de o membrană formată din substanţele produse de reticulul endoplasmatic şi complexul Golgi, rezultând filamentul de infecţie. În celulele corticale, care sunt străbătute de filamentul de infecţie, se observă deplasarea nucleului spre centrul celulelor, iar microtubulii şi citoplasma se orientează radiar. Bacteriile se deplasează prin filamentul de infecţie până în zona de formare a nodozităţii. Ulterior bacteriile sunt eliberate în citoplasmă, unde se înconjoară de o membrană peribacterială care derivă din membranele plasmatice ale celulelor-gazdă, rezultând bacterioizi care conţin 2–20 bacterii *(Fig. 2.2.)*, alături de care se află enzime ca: α-manozidază, protează şi un inhibitor al protează.

- Membrana peribacterială diferă de membranele plasmatice prin conţinutul ei în fosfolipide şi proteine, aceasta fiind o consecinţă a adaptării la noi funcţii (Verma, 1992). Această membrană reprezintă interfaţa dintre bacterioid şi celula plantei-gazdă. Ea are rol în transportul amoniului şi al hemului din bacterioid în citoplasma celulei-gazdă, precum şi al acizilor organici din celula-gazdă spre bacterioid. Modul de transport al hemului prin membrana peribacterială nu este clarificat, dar se presupune că acizii organici sunt transportaţi de către proteina nodulin-26 (Ouiong ş.a., 1991).
- Concomitent cu formarea bacterioizilor, activitatea mitotică a celulelor corticale este reactivată de factorul "Nod", determinând formarea nodozităţii (Relic, 1993). Bono (1995) presupune că factorul "Nod" interacţionează cu un receptor din rizodermă şi generează un mesager secundar, care difuzează prin ţesuturile interne unde prin modificarea balanţei auxine/ gibereline induce activarea procesului de diviziune celulară. În plantele leguminoase de origine tropicală (soia) se divid celulele corticale externe, în timp ce la plantele originale din zonele temperate se divid celulele corticale interne (Kijne, 1992). În urma procesului de diviziune se formează două tipuri de noduli: cu creştere nedeterminată care prezintă un meristem persistent şi cu creştere determinată.
- Genele din bacterii codifică biosinteza nitrogenazei, enzimă care catalizează reacţia de fixare a azotului molecular. Această enzimă este alcătuită din două proteine cu molibden, fier şi una cu fier (Lauchli şi Bieleski, 1983), fiind sensibilă la concentraţiile mai mari de oxigen, deoarece cofactorul Mo-Fe este denaturat ireversibil (Shaw şi Brill, 1977). Datorită acestui fapt, s-a realizat un mecanism de reglare a concentraţiei de oxigen din celulele în care se găsesc bacteriile. Penetrarea oxigenului prin spaţiile intercelulare ale parenchimului care înconjoară fasciculele vasculare ale nodozităţii se face cu dificultate, din cauza dimensiunii foarte mici a spaţiilor respective (Witty ş.a., 1986). Datorită acestui fapt, ţesutul parenchimatic constituie o barieră fizică pentru penetrarea oxigenului (Parsons şi Day, 1990). Pe de altă parte, leghemoglobina are rolul unei substanţe-tampon care absoarbe şi cedează oxigenul, menţinându-l la o concentraţie relativ scăzută, care variază între 3–30 mmol (Witty ş.a., 1987).

Leghemoglobina, unicul pigment vegetal din grupa hemoglobinelor, este biosintetizată în celulele infectate cu bacterii. Acest pigment conţine până la 30 % din proteinele solubile din celulele

infectate ale plantei-gazdă şi este rezultatul simbiozei dintre bacterie şi planta-gazdă. Proteina ce intră în compoziţia leghemoglobinei este codificată de 4 gene din celulele plantei-gazdă, iar hemul este biosintetizat de bacterie (Nadler şi Avissar, 1977). Biodegradarea leghemoglobinei în celulele senescente din nodozităţi determină formarea biliverdinei (Quispel, 1983).

Genele implicate în aceste procese de biosinteză sunt nif şi fix. Genele nif H codifică biosinteza proteinei care leagă fierul, iar genele nif D şi nif K codifică subunităţile a şi b şi, respectiv, proteina cu molibden şi fier. Se presupune că genele fix intervin în sinteza hemului din acidul γ-aminolevulinic.

Nodozităţile sunt alcătuite din aproximativ 80 % celule infectate şi 20 % celule neinfectate, legătura dintre ele realizându-se prin plasmodesme, iar fiecare celulă infectată poate conţine până la 20 000 bacterioizi.

Reacţia de fixare a azotului molecular atmosferic se realizează cu consum mare de energie biochimică, în prezenţa enzimei nitrogenază. Pentru fiecare mol de azot fixat sunt necesari 14 mol de ATP şi 8 mol de NADPH $+H^+$, conform reacţiei:

$$N_2 + 8\ NADPH + H^+ + 8\ e^- + 16\ ATP \xrightarrow{\text{nitrogenază}} 2\ NH_3 + 2\ H^+ + 8\ NADPH + 16\ ADP + 16\ Pa$$

Amoniul rezultat din acest proces este eliminat din bacterioizi în citoplasma celulei-gazdă, unde este fixat de acidul glutamic. Reacţia este catalizată de glutamat sintetază şi se realizează cu consum de energie, ce provine din moleculele de ATP. Această reacţie decurge conform schemei din *figura 2.3.*

Acidul cetoglutaric reacţionează cu glutamina formând două molecule de acid glutamic care este acceptorul amoniacului. În prezenţa enzimei glutamin sintetază şi a energiei furnizate de ATP, acidul glutamic se aminează, formând două molecule de glutamină. O moleculă de glutamină este translocată spre vasele lemnoase, iar cea de a doua reface circuitul.

Compuşii azotaţi formaţi în rădăcină şi care pot fi translocaţi spre xilem sunt amidele: asparagina şi glutamina în cazul plantelor leguminoase originare din zonele temperate (*Lupinus, Vicia faba*) şi ureidele şi acidul alantoic, în cazul plantelor leguminoase originare din zonele calde.

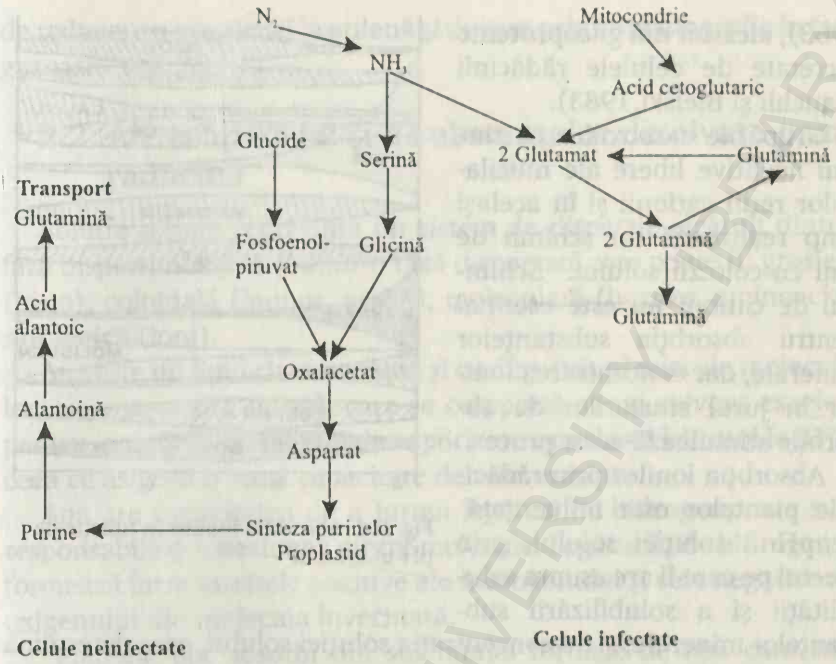


Fig. 2.3. Schema fixării azotului molecular în bacterioizi

Enzimele implicate în sinteza purinelor se află în proplastidele celulelor infectate, în timp ce oxidarea purinelor la ureide are loc în peroxizomii celulelor neinfectate (Nguen ş.a., 1985).

Consumul de energie pentru fixarea simbiotică a azotului variază în cazul plantelor de soia între 5,0 şi 10,4 g C/gN (Willson, 1940).

Cantitatea de azot molecular fixată de bacteriorize variază, după Phillips (1980), între 52 kg N_2/ha/an la *Pisum sativum* şi 300–311 kg N_2/ha/an la *Medicago sativa* şi *Glycine max*.

Din cantitatea totală de carbon consumat de bacterioriză, circa 36–39 % este utilizat pentru nodulare, creşterea nodozităţilor şi menţinerea respiraţiei, 42–45 % pentru activitatea nitrogenazei şi 16–22% pentru asimilarea azotului şi exportul substanţelor rezultate (Marschner, 1995). Layzell ş.a. (1988) au precizat că pentru fiecare gram de azot molecular fixat de bacterioriză se consumă 5,1–8,1 g de carbon.

Activitatea de fixare a azotului molecular de către bacterii poate fi determinată prin măsurarea directă a N_2 redus prin spectrometrie de masă sau în mod indirect prin determinarea activităţii nitrogenazei

1963), alcătuit din glicoproteine secretate de celulele rădăcinii (Lauchli şi Bielski,1983).

Grupările carboxilice cu sarcini negative libere ale mucilagiilor reţin cationii şi în acelaşi timp realizează un schimb de ioni cu coloizii solului. Schimbul de cationi nu este esenţial pentru absorbţia substanţelor minerale, dar concentrarea ionilor în jurul situsurilor de absorbţie stimulează acest proces.

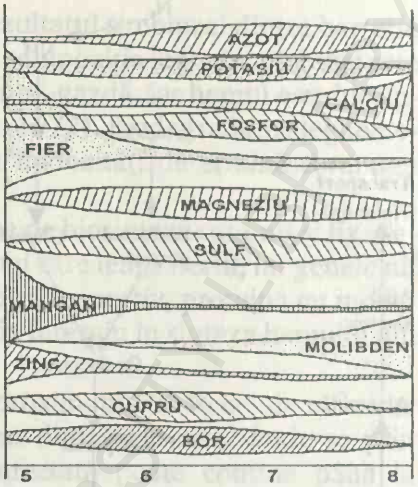


Fig. 2.4. Absorbţia ionilor în funcţie de pH-ul soluţiei

Absorbţia ionilor prin rădăcinile plantelor este influenţată de pH-ul soluţiei solului, prin efectul pe care îl are asupra solubilităţii şi a solubilizării substanţelor minerale, şi de concentraţia soluţiei solului, care determină procesul de endosmoză sau de exosmoză.

Corelaţia dintre valoarea pH-ului şi intensitatea absorbţiei unor ioni este prezentată în *figura 2.4.*, iar valoarea optimă a pH-ului soluţiei solului pentru unele plante de cultură variază în limitele prezentate în *tabelul 2.1.*

Un rol important în absorbţia ionilor îl are interacţiunea dintre aceştia, adică relaţiile existente între ionii din soluţia solului. Reacţii de sinergism au loc între ionii de potasiu şi cei de fier, între ionii de aluminiu şi cationii monovalenţi, precum şi între azot şi fosfor.

Reacţii de antagonism se constată între ionii de cupru şi zinc, potasiu şi calciu, potasiu şi magneziu, fier şi mangan, între anioni şi ionii de potasiu şi calciu, între aluminiu şi calciu, aluminiu şi potasiu, fosfor şi zinc.

Aceste relaţii dintre ioni nu se manifestă numai în soluţia solului, ci şi la nivelul situsurilor de absorbţie unde se întâlnesc următoarele situaţii:

- un element mineral nu poate concura cu altul, pentru a fi transportat prin situs;
- un element poate substitui pe altul în transportul prin situs;
- un element este necesar pentru asimilarea altui element.

de reducere a acetilenei la etilenă şi dozare prin cromatografie în fază gazoasă.

2.2. Absorbţia apei şi a substanţelor dizolvate prin rădăcină

Soluţia solului reprezintă un sistem de dispersie alcătuit dintr-o fază dispersantă, apă şi dintr-o fază dispersată care poate fi: grosieră (nisip), coloidală (humus, argile), moleculară (hexoze, aminoacizi) sau ionică (ioni).

Apa este un fluid cu viscozitate şi cu dimensiuni mici ale moleculelor, cu o structură polară, care se comportă ca un solvent excelent pentru ioni. Căldura latentă de vaporizare este de 44 kJ/ mol la 21°C, ceea ce asigură o bună capacitate de termoreglare.

Apa are capacitatea de a forma legături de hidrogen, care sunt responsabile de coeziunea dintre molecule. Legăturile de hidrogen se formează între sarcinile pozitive ale hidrogenului şi cele negative ale oxigenului din molecula învecinată.

Plantele pot absorbi din sol numai formele de apă care sunt reţinute cu forţe mai mici decât forţa de sucţiune a celulelor. Aceste forme sunt: apa gravitaţională, apa de capilaritate şi o parte din apa peliculară.

Existenţa în sol a unor forme de apă inaccesibile sau lipsa apei din sol determină ofilirea plantelor. Conţinutul de apă al solului care determină ofilirea ireversibilă a plantelor este cunoscut sub denumirea de ***coeficient de ofilire***. Valoarea acestui coeficient variază în funcţie de natura solului şi este aproape identică la diferite specii. Astfel, în cazul solurilor nisipoase variază între 1,02 şi 1,11, în cazul celor luto-nisipoase între 6,5 şi 6,9, iar în cazul celor luto-argiloase între 15,3 şi 16,6.

Un alt indicator hidric util este ***rezerva utilă***, care reprezintă cantitatea de apă disponibilă pentru plante, respectiv diferenţa dintre capacitatea de câmp a solului şi coeficientul de ofilire.

Apa din sol conţine în stare dizolvată ioni şi diverse substanţe organice care alcătuiesc soluţia solului ce reprezintă interfaţa la nivelul căreia se face schimbul de substanţe între coloizii solului şi rădăcinile plantelor. Concentraţia soluţiei solului variază între 0,05 şi 0,15 %.

Contactul dintre rădăcini şi soluţia solului se realizează prin stratul de mucilagii care acoperă rădăcinile (Jenny şi Grossenbacher,

Tabelul 2.1. **Valoarea optimă a pH-ului soluţiei solului pentru unele plante de cultură**

Genul sau specia	*pH*-ul optim	Genul sau specia	pH-ul optim
Secale	5,0–7,0	*Beta vulgaris*	6,0–7,5
Triticum vulgare	6,5–7,5	*Pisum sativum*	6,0–7,0
Hordeum distichum	6,0–7,5	*Lupinus*	4,0–6,0
Avena sativa	5,0–7,0	*Trifolium repens*	6,0–7,5
Zea mays	5,0–7,0	*Medicago*	6,0–8,0
Solanum tuberosum	5,0–6,5		

Absorbţia substanţelor din soluţia solului

Soluţia solului pătrunde cu uşurinţă în spaţiile capilare dintre microfibrilele celulozice din pereţii celulelor rădăcinii, care reprezintă calea apoplasmică de transport *(Fig. 2.5.)*. Lutge şi Pitman (1976) menţionează că spaţiile dintre fibrilele celulozice din pereţii celulari au diametrul de 10 nm. Dimensiunile moleculelor şi ale ionilor sunt mult mai mici, ceea ce permite transportul lor prin aceste spaţii. Astfel, diametrul moleculei de apă este de 0,39 nm, a glucozei 0,89 nm, iar a ionilor de sodiu 0,19 nm, de potasiu 0,27 nm, amoniu 0,30 nm, magneziu 0,13 nm, calciu 0,20 nm şi clor 0,36 nm. Prin hidratare moleculele ionilor cresc de circa 1,4–4,0 ori.

Substanţele organice care intră în constituţia pereţilor celulari şi, respectiv, a capilarelor din aceşti pereţi, au grupări carboxilice ($R - COO^-$) care pot reţine cationii. După Keller şi Denel (1957), capacitatea de schimb cationic a substanţelor din pereţii celulari ai rădăcinilor , exprimată în meq/100 g subst. uscată, variază între 23 la grâu, 29 la porumb, 54 la mazăre şi 62 la tomate. Zona în care ionii se află în limitele câmpului electrostatic al încărcăturii ionizate fixate reprezintă "spaţiul liber Donan". Reţinerea ionilor pe suprafaţa internă a capilarelor din pereţii celulari şi în special al calciului frânează deplasarea soluţiilor prin această zonă a apoplastului. În acelaşi timp, spaţiul liber Donan poate constitui un loc de depozitare nu numai pentru calciu, ci şi pentru metale grele, aşa cum sunt fierul şi zincul.

Schimbul de cationi dintre suprafeţele de reţinere şi soluţia din apoplast nu este esenţial pentru absorbţie, dar concentraţia ionilor la nivelul situsurilor de absorbţie poate influenţa acest proces.

Între soluţia din apoplast şi soluţia solului există un contact direct, iar schimbul dintre aceste soluţii se realizează prin difuziune. Direcţia de transport a substanţelor dizolvate în cazul difuziunii este de la soluţia concentrată spre cea diluată. În cazul rădăcinii, absorbţia activă a substanţelor prin plasmalemă, în celule, determină diluarea soluţiei din apoplast şi, ca urmare, difuzia substanţelor din soluţia solului spre acesta.

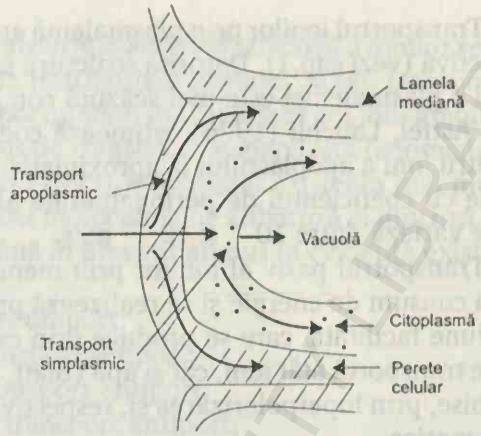


Fig. 2.5. Căile de transport ale apei şi substanţelor minerale prin rădăcină

Fluxul de difuziune, conform legii lui Fick, este direct proporţional cu diferenţa de concentraţie dintre cele două soluţii şi distanţa dintre ele şi este invers proporţional cu coeficientul de difuziune:

$$J = \frac{(C_1 - C_2)X}{D}, \quad \text{în care:}$$

J este fluxul de difuziune a substanţei (mol/m^2/s),
C_1 – concentraţia soluţiei în zona mai concentrată (mol/m^3),
C_2 – concentraţia soluţiei în zona diluată (mol/m^3),
X – distanţa dintre zone (m),
D – coeficientul de difuziune (m^2/s).

Pătrunderea apei în pereţii celulari se datorează diferenţei de presiune hidrostatică dintre soluţia solului şi cea din pereţii celulari. În pereţii celulari presiunea hidrostatică este întotdeauna mai mică, datorită transportului apei în celule, ceea ce generează un curent permanent dinspre sol spre rădăcini.

În cazul speciilor la care se formează exodermă, pătrunderea soluţiei solului prin pereţii celulari poate avea loc până la formarea acestui ţesut protector, ale cărui celule au pereţii suberificaţi.

Transportul substanţelor din apoplast în simplast se face prin plasmalemă, care se caracterizează prin semipermeabilitate.

Transportul ionilor prin plasmalemă are loc atât pe cale pasivă, cât şi activă (vezi cap.1). Datorită structurii sale, permeabilitatea pentru ioni a plasmalemei este mai scăzută comparativ cu cea a apoplastului. Astfel, Lauchli (1976) estimează coeficientul de permeabilitate pentru ioni a apoplastului la aproximativ 10^{-3}.. 10^{-4} m /s, în comparaţie cu coeficientul de permeabilitate al membranelor plasmatice, care variază între 10^{-9} şi 10^{-10} m/s.

Transportul pasiv al ionilor prin membranele plasmatice are loc fără consum de energie şi se realizează prin difuziune simplă sau difuziune facilitată, care se produce prin canalele proteice. Aceste canale transportă atât ioni, cât şi apă (Blatt, 1993) şi pot fi deschise sau închise, prin hiperpolarizarea şi, respectiv, depolarizarea membranei plasmatice.

Viteza de transport a ionilor prin canalele proteice este relativ mare. Satter şi Moran (1988) au constatat că unii ioni pot fi transportaţi prin canalele deschise cu viteza de 10^8 ioni/ secundă, aproximativ de 3–4 ori mai repede comparativ cu transportul activ.

Difuziunea facilitată se realizează prin canale proteice, cu participarea unor proteine transportoare specifice.

Green (1975) a precizat că unele componente ale membranelor biologice, ca lecitina, acizii graşi liberi şi cardiolipina au proprietăţi de ionofori. Aceste substanţe sunt capabile să formeze cu cationii complexe solubile în lipide, care pot transporta astfel ionii prin membrane.

Datele analitice obţinute de Lauchli şi Bieleski (1983) au evidenţiat că în ţesuturile vegetale există o cantitate mai mare de ioni, comparativ cu soluţia solului. Aceasta demonstrează că transportul pasiv prin membranele plasmatice, care are tendinţa de egalizare a concentraţiilor soluţiilor, are o pondere redusă.

Transportul activ se realizează cu consum de energie, ceea ce determină transportul ionilor conform gradientului de concentraţie. Energia utilizată pentru transportul ionilor provine din procesul de respiraţie şi este înmagazinată în legăturile macroergice ale ATP-ului. Din această cauză, blocarea procesului de respiraţie, determină inhibarea procesului de absorbţie a substanţelor prin rădăcină.

În transportul activ al ionilor are loc descompunerea ATP-ului în ADP, Pa şi energie biochimică (30 kJ), în prezenţa unei ATP-aze (ATP-fosfohidrolază). Din aceste considerente pompele care utilizează energia provenită de la ATP poartă denumirea ionului pe care îl transportă, la care se adaugă sufixul ATP-ază (K^+ – ATP-ază).

După Sebanek (1992), absorbţia activă şi selectivă a ionilor se realizează cu diferite tipuri de transportori proteici. Aceşti transportori sunt specifici pentru transportul unui ion , iar dacă doi ioni manifestă afinitate pentru acelaşi situs de transport, se manifestă fenomenul de inhibiţie competitivă. Bush (1993) a constatat existenţa mai multor tipuri de transportori pentru moleculele de zaharoză şi glucoză.

Cercetările efectuate până în prezent au pus în evidenţă existenţa următorilor transportori:

- Ca^{2+} – ATP-ază transport uniport;
- K^+ – Cl^- – ATP-ază transport simport;
- K^+ – Na^+ – ATP-ază transport antiport;
- Anion – OH^- – ATP-ază transport antiport;
- Anion – H^+ – ATP-ază transport simport;
- H^+ – zaharoză transport simport (plasmalemă);
- H^+ – zaharoză transport antiport (tonoplast);
- H^+ – glucoză transport antiport (tonoplast);
- H^+ – glucoză transport simport;
- H^+ – aminoacizi transport simport;
- H^+ – ATP-ază transport uniport;
- H^+ – pirofosfatază transport uniport (tonoplast);
- NO_3 – H^+ transport simport.

Gianini şi colab. (1987) menţionează existenţa unui transportor simport Ca^{2+} – H^+ – ATP-ază.

Serrano (1989) a constatat existenţa unui transportor uniport pentru protoni care foloseşte energia provenită de la ATP, iar Rea şi Sanders (1987) menţionează existenţa unui transportor uniport pentru protoni, care utilizează energia rezultată din hidroliza esterilor pirofosfat.

Transportul uniport al cationilor spre exteriorul celulelor, sau a anionilor în celule, determină creşterea potenţialului bioelectric. Principala pompă ce generează potenţialul negativ din interiorul celulelor este H^+ – ATP-aza. Aceasta are greutatea moleculară de aproximativ 100 kDa şi este fosforilată şi defosforilată la fiecare ciclu (Sushman, 1994). O astfel de pompă poate transporta câteva sute de ioni într-o secundă. Diferenţa de potenţial generată de aceste pompe, denumite *electrogene,* poate asigura forţa de atracţie care determină transportul cationilor prin membrane.

Potenţialul de membrană generat de pompele electrogene stă la baza menţinerii diferenţei de concentraţie a ionilor pe cele două feţe ale membranelor semipermeabile. Astfel, un potenţial de –116 mV

menţine o diferenţă a concentraţiei ionilor de potasiu de 100 de ori mai mare în celule, faţă de apoplast.

Valoarea potenţialului de membrană scade când procesul de respiraţie nu mai generează ATP sau când membranele plasmatice sunt biodegradate. Ca urmare, diferenţa de concentraţie a ionilor dintre simplast şi apoplast scade. Potenţialul bioelectric celular este cel care reglează deschiderea şi închiderea canalelor de ioni "voltaice". Polarizarea membranelor determină deschiderea canalelor electrovoltaice, astfel încât cationii pot să pătrundă în celule, atraşi de potenţialul bioelectric negativ din celule, pe baza gradientului electrochimic.

Transportul apei prin membranele plasmatice se realizează printre moleculele fosfolipidice şi este reglat de potenţialul osmotic din celulă.

Osmoza reprezintă un caz particular de difuziune, care se realizează printr-o membrană semipermeabilă. Sensul de transport al apei este de la soluţia diluată spre cea concentrată.

Potenţialul osmotic este generat de transportul şi acumularea ionilor în celule, precum şi a altor substanţe osmotic active (glucide solubile, acizi organici, aminoacizi etc.).

Osmoza este un proces pasiv, generat de potenţialul osmotic, dar realizarea şi menţinerea acestui potenţial necesită consum de energie. Din această cauză, blocarea procesului de respiraţie şi lipsa energiei biochimice împiedică absorbţia apei în celule.

De precizat că în cazul osmozei, sensul şi viteza de trecere a apei prin membrane sunt determinate nu numai de gradientul de concentraţie sau de gradientul de presiune, ci şi de suma celor două forţe. Această observaţie a condus la dezvoltarea conceptului de forţă totală conducătoare, denumită în fiziologie *gradientul potenţialului apei* sau *potenţialul apei*. Rezultă deci că potenţialul apei din plante reprezintă suma potenţialului de turgescenţă, a potenţialului osmotic şi a potenţialului matricei celulare.

Sensul de transport al apei este determinat de diferenţele de concentraţie dintre soluţia intracelulară şi soluţia solului. În cazul în care soluţia solului şi soluţia intracelulară au aceeaşi concentraţie, adică sunt izotonice, nu are loc transport de apă prin membranele plasmatice.

În cazul în care soluţia solului este mai diluată, adică este hipotonică faţă de soluţia intracelulară (sucul vacuolar), apa pătrunde în celulă prin endosmoză, trecând prin bistratul de fosfolipide al

B.C.U. „M. EMINESCU" IAȘI BIOLOGIE

plasmalemei. Ajunsă în citoplasmă, apa trece prin tonoplast şi intră în vacuolă unde se găseşte cea mai mare cantitate de substanţe osmotic active. Acest fapt determină creşterea volumului vacuolei, care exercită o presiune asupra citoplasmei, iar aceasta presează, la rândul ei, asupra peretelui celular. Celula saturată cu apă se află în stare de turgescenţă. Presiunea hidrostatică care ia naştere după saturarea celulei cu apă este cunoscută sub denumirea de *presiune de turgescenţă*, iar starea de saturare a celulelor cu apă reprezintă starea normală de turgescenţă.

Creşterea presiunii de turgescenţă poate determina în cazuri extreme ruperea peretelui celular şi a membranelor plasmatice. Această situaţie este prevenită prin funcţionarea unui mecanism de reglare a presiunii de turgescenţă, mecanism care este alcătuit din senzori de presiune existenţi la nivelul membranelor plasmatice care blochează transportul ionilor spre celulă, creşterea potenţialului osmotic şi prin aceasta şi pătrunderea apei prin osmoză.

Turgescenţa prezintă importanţă pentru plantele ierboase, deoarece le asigură poziţia erectă a tulpinilor, asigură poziţia normală a limbului foliar la toate speciile, modificările de turgescenţă a celulelor sau a unor grupuri de celule, determină mişcările de închidere şi deschidere a stomatelor sau mişcările unor organe ale plantelor (ex. *Mimosa*), are rol în creşterea celulelor în dimensiuni, asigură activitatea fiziologică intensă a plantelor etc.

În cazul în care soluţia solului este mai concentrată faţă de soluţia intracelulară, adică este *hipertonică*, are loc ieşirea apei din celule prin *exosmoză*. Acest proces determină deshidratarea celulei, care se manifestă prin micşorarea volumului vacuolei. Iniţial citoplasma se desprinde la colţurile celulei, această fază reprezentând *plasmoliza incipientă*. Deshidratarea în continuare a celulei datorată procesului de exosmoză face ca citoplasma să rămână fixată de peretele celular numai prin plasmodesme. Aceasta reprezintă faza de *plasmoliză concavă* sau stelată. Ultima fază este *plasmoliza convexă*, care se caracterizează prin desprinderea completă a citoplasmei de peretele celular, la capetele celulei.

Trecerea celulelor plasmolizate în soluţii hipotonice determină revenirea lor la starea normală de turgescenţă, proces cunoscut sub denumirea de *de plasmoliză*.

Plasmoliza indică starea de nesaturare a celulelor cu apă şi în mod obişnuit se manifestă în condiţii de secetă sau în condiţii în care se

aplică îngrăşăminte minerale în exces şi soluţia solului devine hipertonică faţă de sucul vacuolar.

Importanţa practică a plasmolizei constă în faptul că face posibilă determinarea viabilităţii celulelor, datorită faptului că numai celulele vii plasmolizează. Plasmoliza poate fi utilizată şi pentru determinarea gradului de viscozitate a coloizilor plasmatici, prin metoda plasmolizei. Folosind această metodă, se urmăreşte timpul în care se produce plasmoliza incipientă a celulelor. Cu cât durata de instalare a plasmolizei este mai mare, cu atât este mai mare viscozitatea coloizilor plasmatici. Plasmoliza poate fi utilizată şi pentru determinarea valorii presiunii osmotice a sucului vacuolar al celulelor.

Un caz aparte îl constituie *plasmoliza de iarnă*, care este determinată de încetinirea şi eventual încetarea absorbţiei apei din sol pe parcursul perioadei de iarnă şi eliminarea apei prin procesul de transpiraţie. Aceasta conduce la creşterea concentraţiei sucului vacuolar, ceea ce constituie cauza producerii plasmolizei de iarnă, în corelaţie cu diminuarea temperaturii de îngheţ a celulelor.

Forţele care determină transportul apei în celule

Acumularea în vacuole a glucidelor solubile, acizilor organici, substanţelor minerale etc. determină o diferenţă de concentraţie între soluţia intracelulară şi extracelulară. Această diferenţă de concentraţie generează o presiune negativă, denumită *presiune osmotică*, care reprezintă factorul principal ce determină pătrunderea apei în celule, acumularea în vacuole şi creşterea volumului acesteia.

Presiunea osmotică ia naştere în vacuole şi reprezintă diferenţa dintre presiunea de difuziune a apei pure şi presiunea de difuziune a apei din soluţie.

Valoarea presiunii osmotice se exprimă în atmosfere, în bari sau Pascali (1 atm = 1,01325 bari = 101,325 kPa).

Pentru determinarea presiunii osmotice se pot utiliza mai multe metode. Dintre acestea, metoda crioscopică se bazează pe determinarea cu ajutorul unui crioscop a temperaturii de îngheţ a sucului celular. Presiunea osmotică se calculează prin regula de trei simplă, având în vedere faptul că temperatura de îngheţ de –1,86 °C corespunde cu presiunea osmotică de –22,71 bari (adică, la o soluţie molară de neelectrolit care poate dezvolta o presiune osmotică egală cu –22,71 bari, punctul de îngheţ scade cu 1,86 °C faţă de apa distilată).

Presiunea osmotică este dependentă de concentraţia soluţiei, numărul de particule de substanţă dizolvată într-o unitate de volum şi temperatură.

Valoarea presiunii osmotice variază în funcţie de specie, organ, starea fiziologică, condiţiile climatice etc. Astfel, presiunea osmotică variază la plantele hidrofile între –1 şi –3 bari, iar la plantele xerofile ea depăşeşte –100 bari. În cazul aceleiaşi plante, presiunea osmotică creşte de la rădăcină spre frunze între următoarele limite: –0,5....–5,0 bari la rădăcină, –5....–6 bari la tulpină, –10....–20 bari la frunze, –40 bari la fructele cărnoase maturate.

Seceta, temperatura ridicată, umiditatea atmosferică scăzută etc. reprezintă factori ce contribuie la creşterea deficitului hidric din plante şi determină creşterea presiunii osmotice.

În timpul iernii, plantele perene care acumulează substanţe osmotic active ca mijloc de protecţie împotriva îngheţului au o presiune osmotică ridicată. În opoziţie cu această situaţie, tuberculii de cartof care acumulează substanţe de rezervă osmotic inactive, cum este amidonul, au o presiune osmotică mai scăzută.

Saturarea celulei cu apă generează *presiunea de turgescenţă*, care se manifestă ca o presiune pozitivă ce apasă asupra peretelui celular. Elasticitatea peretelui şi reorientarea microfibrilelor celulozice permit creşterea celulei în anumite limite. În momentul în care extensia peretelui celular determinată de presiunea de turgescenţă încetează, presiunea de turgescenţă este egală cu presiunea exercitată de peretele celular asupra conţinutului celulei şi care se numeşte *presiune de membrană*.

Presiunea de membrană este egală ca valoare cu presiunea de turgescenţă, dar de semn contrar. Ea se opune pătrunderii apei în celulă când aceasta se află în limita de turgescenţă maximă. De aici rezultă că absorbţia apei este determinată de presiunea osmotică a sucului vacuolar, iar cantitatea de apă ce pătrunde în celulă este determinată de presiunea de turgescenţă şi de elasticitatea peretelui celular. Pe măsură ce presiunea de turgescenţă creşte, volumul apei ce pătrunde în celulă este din ce în ce mai mic, deşi presiunea osmotică poate avea încă valori mari. Numai în cazuri rare, după ploi excesive, endosmoza poate continua astfel încât presiunea de turgescenţă să depăşească presiunea de membrană, ceea ce determină ruperea peretelui celular.

Pentru a putea stabili capacitatea celulei de a absorbi apa, s-a introdus noţiunea de *forţă de sucţiune*, care la celula vegetală este cunoscută şi sub denumirea de *deficit al presiunii de difuziune*.

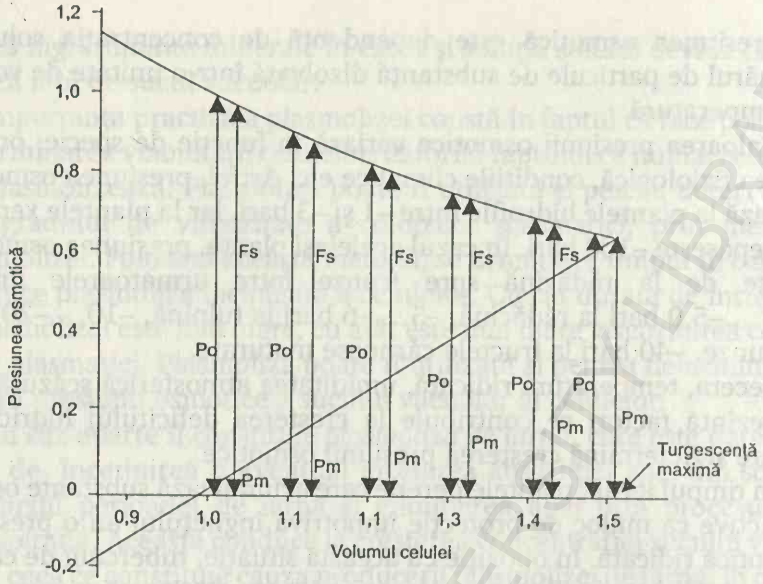


Fig. 2.6. Reprezentarea schematică a relaţiilor dintre Fs, Po şi Pm: Po — presiunea osmotică; Pm — presiunea de membrană; Fs — forţa de sucţiune

Forţa de sucţiune este caracteristică numai celulei vegetale cu perete pecto-celulozic rigid, cu vacuolă şi reprezintă presiunea osmotică activă pentru absorbţia apei. Forţa de sucţiune nu se întâlneşte la soluţii şi poate fi definită prin următoarea relaţie:

$$Fs = Po - Pm$$

Analiza relaţiilor dintre forţa de sucţiune (Fs), presiunea osmotică (Po) şi presiunea de membrană (Pm) se poate realiza cu ajutorul graficului realizat de Hofler *(Fig. 2.6.)*. În acest grafic sunt menţionate pe ordonată valorile presiunii osmotice, iar pe abscisă, volumul celular la turgescenţa zero şi la turgescenţa maximă. Cu cât volumul celulelor este mai mic, cu atât presiunea de membrană scade, iar forţa de sucţiune creşte.

Cu ajutorul acestui grafic se poate explica relaţia celulă-apă. Se remarcă faptul că plantele hidrofile suprasaturate cu apă au Po = Pm, iar Fs = 0. Deoarece forţa de sucţiune a celulelor este nulă, absorbţia apei de către aceste celule nu mai are loc.

La plantele mezofile, forţa de sucţiune este egală cu diferenţa dintre presiunea osmotică şi presiunea de membrană (Fs = Po – Pm), ceea ce determină un proces de endosmoză.

Celulele uşor plasmolizate au Fs = Po, iar Pm = 0, pe când la cele puternic plasmolizate Fs este mai mare ca Po, deoarece la presiunea osmotică se adaugă şi forţa de imbibiţie a coloizilor plasmatici. În acest caz, Fs = Po + Fi . Aceste condiţii asigură absorbţia intensă a apei, în condiţiile unei umidităţi normale a solului.

Valoarea forţei de sucţiune permite să se aprecieze posibilităţile celulelor de a absorbi apa şi alături de alţi indicatori, este utilizată pentru aprecierea momentului de aplicare a irigaţiilor.

Controlul absorbţiei apei şi a substanţelor minerale se poate realiza pe mai multe căi:

- Prin cantitatea de energie disponibilă. Rădăcinile plantelor de *Hordeum* consumă circa 5,7 % din energia produsă în procesul de respiraţie, pentru absorbţia ionilor şi a apei. Diminuarea intensităţii procesului de respiraţie sau utilizarea energiei biochimice înmagazinată în moleculele de ATP în alte procese pot conduce la diminuarea absorbţiei active a ionilor şi, corelat cu aceasta, a absorbţiei apei.
- Prin numărul de transportori proteici din membrană. Hawkesford şi Belcher (1991) au constatat că în condiţiile unei concentraţii scăzute a soluţiei solului în fosfor creşte numărul de transportori proteici din membrane (28 kDa). În mod similar, concentraţiile scăzute de sulf determină creşterea numărului de polipeptide cu greutatea moleculară de 36 kDa (sulfat permeaze).
- Creşterea presiunii de turgescenţă poate regla negativ (*feedback*) absorbţia ionilor şi a apei (Glass, 1983). Acumularea ionilor în vacuole favorizează creşterea presiunii de turgescenţă, diminuarea forţei de sucţiune şi ca urmare a absorbţiei ionilor (Cram, 1976). În mod similar Glass (1993) menţionează că sporirea presiunii de turgescenţă determină inhibarea procesului de absorbţie a ionilor, în timp ce creşterea ritmului de utilizare a ionilor de către plantă şi reducerea concentraţiei acestora în rădăcină determină stimularea acestui proces.

Reglarea absorbţiei selective a ionilor se face printr-un mecanism *feedback*, care se realizează între intensitatea transportului şi absorbţia selectivă a ionilor. Concentraţia internă a ionilor din celulă generează un semnal *feedback*, care modifică influxul de ioni. Mecanismul propus de Cram (1976) ţine cont de volumul şi suprafaţa celulelor, concentraţia internă a ionilor, permeabilitatea membranelor şi disponibilitatea de energie biochimică pentru transportul activ al ionilor. Astfel, în condiţiile unei concentraţii scăzute în fosfor a soluţiei

solului, creşte numărul de transportori proteici din membranele plasmatice (Hawkesford şi Belcher, 1991), iar în cazul concentraţiei scăzute de sulf, s-a constatat creşterea cantităţii de polipeptide cu greutatea moleculară de 36 kDa, care reprezintă sulfat permeaze. S-a constatat, de asemenea, că acumularea în citoplasmă a aminoacizilor cu sulf (cistină, metionină, cisteină), inhibă transportul anionului SO_4^{-2}, iar acumularea amoniacului, asparaginei şi a glutaminei, inhibă absorbţia azotului amoniacal (Caussin şi Barneix, 1993).

Se presupune că există compuşi minerali sau organo-minerali care reglează absorbţia selectivă a fiecărui ion în parte. Astfel, Cram (1976) menţionează că acumularea ionului Cl^- în rădăcinile de *Hordeum* şi *Daucus carota* inhibă absorbţia anionului NO_3^-. Cationul NH_4 inhibă absorbţia anionului NO_3^- de către rădăcinile de *Nicotiana tabacum*. De asemenea, absorbţia cationului K^+ este reglată printr-un mecanism *feedback* de potasiul din citoplasmă.

Consumul de energie necesar pentru transportul ionilor este mai mic de 17,4 ori în comparaţie cu energia produsă în procesul de respiraţie a rădăcinilor la plantele de *Hordeum* (Lutge şi Pitman, 1976). Rezultate similare au obţinut Hope şi Walker (1975) în cazul genului Chara.

Adenozin trifosfataza (ATP-aza) este implicată în transferul energiei biochimice necesare pentru transportul ionilor în celule. În plante există mai multe ATP-aze. Dintre acestea ATP-aza din mitocondrii este implicată în transportul ionilor în acest organit (Elzam şi Hodges, 1968). Altă ATP-ază este asociată cu plasmalema (Hodges, 1973) şi mediază transportul cationilor. A treia ATP-ază, asociată cu tonoplastul, este implicată în transportul anionilor (Blake ş.a.,1974).

ATP-aza legată de plasmalema celulelor rădăcinii se pare că joacă un rol important în transportul cationilor în celule (Hodges, 1976). Cationii K^+ şi Rb^+ stimulează activitatea acestei ATP-aze, precum şi absorbţia ionilor. Specificitatea ATP-azei din plasmalemă pentru ioni se manifestă în următoarea ordine: $K^+ > Rb^+ > Na^+ > Cs^+ > Li^+$.

2.3. Factorii care influenţează intensitatea absorbţiei apei şi a substanţelor minerale

Procesul de absorbţie a apei şi a substanţelor minerale de către rădăcinile plantelor este influenţat de numeroşi factori interni şi externi.

Factorii interni cu influenţă evidentă asupra acestui proces sunt: specia, vârsta plantei, respiraţia rădăcinii, transpiraţia, fotosinteza şi secreţiile radiculare.

Caracteristicile de specie apărute în urma adaptării la condiţiile de mediu au un efect deosebit asupra absorbţiei apei şi a substanţelor minerale. Aceste adaptări se referă la unele particularităţi anatomice şi morfologice, care conduc la specializarea lor pentru anumite condiţii.

Plantele xerofile sunt plante care trăiesc în locuri extrem de uscate, au rădăcini ramificate cu potenţial osmotic ridicat şi posedă adaptări care le permit să micşoreze pierderile de apă din ţesuturi.

Caracteristicile de specie se manifestă şi în absorbţia substanţelor minerale. În condiţii de mediu favorabile, plantele graminee absorb mai intens potasiul, sodiul şi siliciul în timp ce plantele leguminoase absorb mai intens calciul şi magneziul, iar varza şi ceapa absorb preferenţial sulful.

Vârsta plantei este un factor important care influenţează aprovizionarea plantelor cu apă şi cu substanţe minerale. S-a constatat că necesarul de apă al plantelor variază în funcţie de fenofază, fiind mai mare în perioada de creştere a plantei, de inspicare–înflorire, de formare şi creştere a seminţelor şi a fructelor.

Absorbţia substanţelor minerale de către plante sporeşte în perioada de creştere şi se menţine ridicată până la fructificare. În funcţie de specie, s-a constatat existenţa unor variaţiuni. Astfel, la cereale se constată existenţa a două etape de absorbţie maximă a substanţelor minerale: una la înfrăţire şi alta la înspicare. La *Phaseolus, Pisum, Lycopersicon esculentum, Cucumis, Glycine* etc., se constată un maximum de absorbţie a substanţelor minerale pe toată durata înfloritului.

Necesarul plantelor pentru un anumit element mineral variază cu specia şi fenofaza. Astfel, azotul este absorbit cu intensitate mai mare în faza de mătăsit la *Zea mays* şi la înspicat la *Triticum*.

Hordeum, Lycopersicon esculentum şi *Nicotiana tabacum* preferă în prima parte a perioadei de vegetaţie azotul amoniacal şi apoi azotul nitric, în timp ce *Beta vulgaris* preferă azotul nitric pe întreaga perioadă de vegetaţie.

Potasiul este absorbit intens până la înspicarea cerealelor, precum şi în perioada de acumulare a substanţelor de rezervă în seminţe.

Fosforul prezintă un maximum de absorbţie în timpul mătăsitului şi a formării paniculului la plantele de *Zea mays*.

Fierul şi zincul sunt absorbite mai intens în faza de creştere a cerealelor.

Intensitatea procesului de respiraţie a rădăcinii influenţează absorbţia substanţelor minerale, prin faptul că asigură energia biochimică necesară pentru transportul activ al acestora. Potenţialul osmotic creat prin transportul ionilor în celule asigură transportul apei prin osmoză. În acelaşi timp, dioxidul de carbon provenit din procesul de respiraţie formează cu apa din celule bicarbonatul, care în stare disociată este utilizat în schimbul de ioni cu soluţia solului. În condiţii normale, respiraţia nu constituie un factor limitativ pentru absorbţia substanţelor din sol.

Intensitatea procesului de transpiraţie este un factor intern în absorbţia apei şi a substanţelor minerale. Transpiraţia intensă generează un deficit de saturare cu apă la nivelul frunzelor. Ca urmare, creşte forţa de aspiraţie care determină ascensiunea sevei brute prin vasele lemnoase, influenţând astfel şi absorbţia apei din sol.

Fotosinteza influenţează în mod indirect absorbţia substanţelor din sol. Fotosinteza intensă asigură o cantitate sporită de substrat respirator, care furnizează energia necesară pentru transportul activ al substanţelor minerale şi prin aceasta în mod indirect determină absorbţia apei.

Secreţiile radiculare şi, îndeosebi, acizii organici: malic şi succinic, secretaţi de rădăcinile plantelor în sol, determină solubilizarea unor compuşi organici: fosfaţi, silicaţi, carbonaţi etc., care pot deveni astfel accesibili pentru plante. Acest fapt a fost pus în evidenţă de către Sachs prin creşterea unei plante leguminoase pe solul aşezat pe o placă de marmură. După un timp pe suprafaţa acesteia s-au observat urmele de coroziune produse de rădăcinile plantei.

Factorii externi care influenţează absorbţia apei şi a substanţelor minerale sunt: umiditatea solului, concentraţia soluţiei solului, temperatura, pH-ul, oxigenul, dioxidul de carbon, interacţiunea ionilor şi lumina.

Umiditatea solului influenţează atât absorbţia apei, cât şi a substanţelor minerale. Absorbţia apei decurge intens la o umiditate de 75–80 % din capacitatea totală pentru apă a solului. Această umiditate asigură şi dizolvarea substanţelor minerale, schimbul de ioni şi penetrarea soluţiei solului în apoplast.

Scăderea umidităţii solului sub această valoare diminuează absorbţia apei şi a substanţelor minerale. Absorbţia încetează când umiditatea solului ajunge la o valoare egală cu a coeficientului de ofilire.

Creşterea umidităţii peste valoarea de 80 % din capacitatea totală pentru apă a solului determină reducerea ritmului de absorbţie, ca urmare a închiderii hidropasive a stomatelor.

Concentraţia soluţiei solului este în medie de 0,05–0,15 %. Prin creşterea concentraţiei soluţiei solului, aceasta poate deveni hipertonică faţă de sucul vacuolar al celulelor rădăcinii, ceea ce împiedică absorbţia apei. Marschner (1996) menţionează că pe măsură ce creşte concentraţia solului în substanţe minerale, scade rata absorbţiei acestora.

Unele specii de plante spontane , halofite sunt adaptate la concentraţii mari de săruri, condiţii în care plantele cresc şi se dezvoltă normal. În funcţie de gradul de adaptare a acestor plante la acţiunea toxică a concentraţiilor mari de substanţe minerale se disting trei tipuri de halofite.

Euhalofitele sau *halofitele tipice*, cum este *Salicornia herbacea*, care pot acumula ioni de clor şi sodiu în proporţie de până la 10 %. Aceasta determină creşterea presiunii osmotice din celule până la 100 bari, ceea ce le permite să absoarbă apa din soluţia concentrată a solului. Unele plante halofite au capacitatea de a acumula clorul şi sodiul în vacuolă, evitându-se astfel efectul toxic al acestor ioni asupra citoplasmei.

Glicohalofitele din care fac parte speciile de *Artemisia* acumulează în vacuole substanţe organice, osmotic active, netoxice pentru celule ca: glicerol, manitol, prolină etc. Concentraţia acestora este suficient de mare pentru a asigura absorbţia apei din soluţia salină a solului.

Crinohalofitele, cum sunt speciile din genurile *Statice* şi *Tamarix*, nu suportă concentraţiile mari de săruri şi ca urmare elimină o parte din acestea pe suprafaţa frunzelor, prin glandele secretoare saline.

În general, plantele de cultură nu suportă concentraţiile mari de săruri , care le provoacă seceta fiziologică, dereglări fiziologice, perturbări în absorbţia apei, în schimbul de ioni, în fotosinteză, în acumularea de biomasă uscată etc. Dintre plantele de cultură: sfecla, tomatele, bumbacul, pepenele galben, lucerna, grâul moale etc. suportă mai bine concentraţiile mai mari de săruri din sol.

Staples şi Toennissen (1987) clasifică plantele în funcţie de sensibilitatea la salinitate:

- rezistente: *Lupinus luteus;*
- moderat rezistente: *Lupinus angustifolius;*
- intermediar rezistente: *Medicago sativa, Vinga radiata, Trifolium pratense, Glycine max* soiul *Lee;*

- moderat sensibile: *Trifolium repens;*
- sensibile: *Cicer arietinum, Glycine max* soiul *Jackson, Phaseolus vulgaris, Pisum sativum.*

Valenţa ionilor este un factor important care determină transportul ionilor prin membranele plasmatice. În general, ionii cu valenţă mică sunt transportaţi mai uşor prin membranele plasmatice. Astfel, ordinea în care cationii şi anionii sunt transportaţi prin membranele plasmatice este următoarea:

$$NH_4^+, K^+, Na^+, Mg_2^+, Al_3^+, Fe_3^+$$
$$NO_3^-, Cl^-, SO_4^-, PO_4^-$$

Temperatura scăzută diminuează absorbţia apei şi a substanţelor minerale, datorită creşterii viscozităţii citoplasmei, reducerii activităţii enzimatice, precum şi a intensităţii procesului de respiraţie care furnizează energia biochimică necesară pentru transportul activ.

Absorbţia apei şi a substanţelor minerale începe la temperaturi apropiate de 0°C. La aceste temperaturi, absorbţia este activă numai la plantele adaptate. La plantele provenite din zonele calde, absorbţia apei nu se poate realiza când temperatura solului este scăzută (soluri reci), ceea ce determină fenomenul de secetă fiziologică.

La temperaturi coborâte este perturbată şi absorbţia substanţelor minerale, în special a anionilor.

Pe măsura creşterii temperaturii absorbţia apei şi a substanţelor minerale se intensifică, valoarea optimă fiind cuprinsă între 20 şi 32°C. La temperaturi ridicate, peste 40°C, absorbţia apei şi a substanţelor minerale se reduce, datorită alterării protein-enzimelor implicate în procesul de respiraţie, furnizorul de energie pentru transportul activ .

Influenţa pH-ului soluţiei solului asupra absorbţiei apei şi a substanţelor minerale se manifestă atât prin rolul pe care îl are asupra creşterii rădăcinilor, cât şi asupra solubilităţii şi solubilizării sărurilor minerale.

S-a constatat că la un pH alcalin are loc încetinirea absorbţiei anionilor, în timp ce la un pH acid scade intensitatea absorbţiei cationilor. Se acceptă ideea că absorbţia cationilor are loc când sucul vacuolar al celulelor rădăcinii este mai acid (adică pH-ul este mai scăzut) comparativ cu soluţia solului.

În cazul solurilor acide, ionii de fier, mangan şi aluminiu, prezenţi în cantitate mare în sol, sunt toxici pentru rădăcinile plantelor şi în acelaşi timp ionii de calciu, magneziu, bor şi fosfor trec în forme greu

solubile şi puţin accesibile pentru plante. Dintre formele minerale cu azot, forma nitrică este mai uşor absorbită, în condiţii de pH acid.

În cazul unui pH alcalin al soluţiei solului, plantele nu pot absorbi ionii de fier, mangan şi zinc, care trec în forme insolubile. La acest pH, plantele absorb mai bine azotul amoniacal.

Absorbţia apei este influenţată de pH-ul soluţiei solului în mod indirect, prin influenţa pe care o are acesta asupra absorbţiei ionilor.

Interacţiunea ionilor din soluţia solului se manifestă prin relaţii de sinergism şi antagonism. În cazul relaţiilor de sinergism, prezenţa unui ion stimulează absorbţia altui ion. Astfel, ionii de potasiu au efect favorabil asupra absorbţiei ionilor de fier, iar ionii trivalenţi de aluminiu stimulează absorbţia cationilor monovalenţi. Prezent în cantitate optimă, azotul favorizează absorbţia fosforului.

Antagonismul se caracterizează prin acţiunea unui ion de frânare a absorbţiei altui ion. Astfel, absorbţia clorului este mai redusă în prezenţa ionilor de brom şi iod. De asemenea, în prezenţa fosforului, se formează compuşi insolubili cu fierul, manganul şi zincul. Relaţii de antagonism se constată şi între alte elemente ca: azot şi zinc, potasiu şi calciu, potasiu şi magneziu, fier şi magneziu. Ionii de amoniu inhibă absorbţia ionilor de potasiu şi calciu, iar ionii de potasiu inhibă absorbţia ionilor de calciu şi magneziu.

Se apreciază că relaţiile de antagonism sunt datorate fie formării de compuşi insolubili, fie inhibiţiei competitive ca urmare a absorbţiei a doi ioni prin aceleaşi situsuri (transportori).

Lumina are o acţiune indirectă asupra absorbţiei substanţelor prin rădăcină. Prin acţiunea de stimulare a procesului de fotosinteză, lumina contribuie la sinteza substanţelor energetice din care rezultă energia biochimică necesară pentru transportul activ al substanţelor.

Lumina determină şi deschiderea fotoactivă a stomatelor, intensifică procesul de transpiraţie şi prin aceasta, stimulează procesul de absorbţie a apei.

2.4. Absorbţia extraradiculară

Plantele terestre pot absorbi extraradicular, în special prin frunze, apa provenită din precipitaţii şi din rouă. Acest proces are loc şi în cazul stropirii plantelor cu soluţii nutritive, conţinând substanţe minerale sau organice (uree), precum şi în cazul tratamentelor fitosanitare.

Absorbţia apei şi a substanţelor minerale se face prin porii cuticulari şi prin ectodesme. Porii cuticulari au diametrul de circa 1 m şi, dacă corespund cu ectodesmele, formează adevărate canale prin care are loc transportul substanţelor prin difuziune sau printr-un curent de masă.

Procesul de absorbţie a apei şi a substanţelor minerale decurge mai intens prin celulele epidermice de pe faţa inferioară a frunzelor şi, în special, prin cele din apropierea nervurilor, unde cuticula este mai subţire. De asemenea, absorbţia prin frunze este mai intensă la speciile care au frunzele acoperite cu un strat mai subţire de cuticulă, aşa cum sunt: *Triticum, Avena, Phaseolus*, precum şi la plantele mai tinere.

Cantitatea de apă absorbită în mod natural, prin frunze, este relativ scăzută faţă de cerinţele plantelor şi reprezintă circa 7–8 % din necesităţi.

Absorbţia substanţelor minerale prin plasmalema ectodesmelor celulelor epidermice se realizează pe cale activă şi numai cantităţi infime pătrund prin ostiolele stomatelor.

Intensitatea absorbţiei substanţelor dizolvate este mai mare la plantele dicotiledonate, comparativ cu cele monocotiledonate. În cazul plantelor graminee acest proces se realizează mai activ prin teacă, în comparaţie cu limbul foliar.

Viteza de absorbţie este dependentă de natura ionilor. Astfel, după Minar şi colab. (1988), ionii sunt absorbiţi pe cale extraradiculară în următoarea ordine:

- rapid: azotul (ureea), sodiul, potasiul, fosforul, clorul şi sulful;
- moderat: zincul, cuprul, manganul, fierul, molibdenul şi borul;
- lent: stronţiul şi bariul.

Pentru a evita arsurile la frunze, concentraţia soluţiilor utilizate pentru stropiri foliare nu trebuie să depăşească 4–5 % pentru uree, 0,7 % pentru clorura de calciu şi 0,01–0,05 % substanţă activă, pentru soluţiile cu microelemente.

Îngrăşarea extraradiculară se utilizează mai ales în cazul aplicării microelementelor care necesită cantităţi reduse pentru prevenirea apariţiei carenţelor de nutriţie.

Balestrini, R. ş.a. – Biol. Cell. 1992, 75, 235–243.

Barea, J.M. – Proceedings of the 1 European Symposium on Mycorrhysae. Dijon, 1985, 177–187.

Blake, N.E. ş.a. – în Membrane Transport in Plants. Zimmermann şi Dinty edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1974.

Bartholomew, W.V. – Soil Nitrogen. Modison, 1965.

Bergersen, F.J. – Research Studies. Chichester, 1967.

Bernstein, L. şi *Niemann, R.H.* – Plant. Physiol. 1960, 5, 589–598.

Blatt, M.R. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1993, 44, 543–567.

Bonfante-Fasolo, P. – în V.A. mycorhiza. Powell şi Bogyaraj edit. Boca Raton, Florida, 1984.

Bonfante-Fasolo, P., Gianinazzi-Pearson, V. – Proceedings of the 1 European Symposium on Mycorrhizae. Dijon, 1985, 65–74.

Bowen, G.D. şi *Rovira, A.D.* – Nature (Londra), 1960, 211, 665–666.

Bowling, D.J.F. – J. Exp. Bot. 1976, 23, 241–246.

Briggs, G.E. – Movement of Water in Plants. Oxford, 1967.

Bush, D.R. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1993, 44, 513,542.

Canny, M.J. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1995, 46, 215–236.

Carr, D.J. şi *Gaff, D.F.* – Arid Zone Res. 1961, 16, 117–125.

Causin, H.F. şi *Barneix, A.J.* – Plant. Soil. 1993, 151, 211–218.

Chaboud, A. şi *Rougier, M.* – Protoplasma. 1986, 130, 73–79.

Clarke, A.E. ş.a. – The Plant. Cell. 1992, 4, 867–870.

Clarkson, D.T. – Ion Transport and Cell Structure in Plants. Londra, 1974.

Coombs, J. ş.a. – Technique in Bioproductivity and Photosynthesys. Oxford, 1985.

Cram, W.J. – în Encycl. Plant. Physiol., vol. 2 A. Lutgeşi Pitman edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

Day, D.A. şi *Copeland, L.* – Plant. Physiol. 1991, 29, 185–201.

Dazzo, B. şi *Hubbell, D.H.* – Appl. Microbiol. 1975, 30, 1017–1033.

Delwiche, C.C. şi *Bryan, B.A.* – Ann. Rev. Microbiol. 1976, 30, 241–262.

Dittmer, H.J. – Am. J. Bot. 1937, 24, 417–420.

Duddridge, J.A. – Proceedings of the 1 European Symposium on Micorrhyzae. Dijon, 1985,45–64.

Elzam, O.E. şi *Hodges, T.K.* – Plant. Physiol. 1968, 43, 1108–1114.

Eustone, D.E. şi *Peterson, C.A.* – Can. J. Bot. 1992, 70, 1502–1512.

Feodorova, E.E. ş.a. – Fiziol. Rast. 1992, 39, 224–230.

Franke, W. – Am. J. Bot. 1969, 56, 432–436.

Gamalei, Y. – Trees. 1991, 5, 50–64.

Gianinazzi-Pearson, V. – The Plant. Cell. 1996, 8, 1871–1883.

Gianinazzi-Pearson, V., Gianinazzi, P. – Proceedings of the 1 European Symposium on Mycorrhizae. Dijon, 1985, 101–109.

Giannini, J.L. ş.a. – Plant. Physiol. 1987, 85, 1137–1142.

Gill, A.M. şi *Tomlison, P.S.* – în The Development and Function of Roots. Torrey şi Clarkson edit. Londra, New York, 1975.

Glass, A.D.M. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1983, 34, 311–326.

Gunning, B.E.S. – Sci. Progr. 1977, 64, 539–568.

Hadley, G. – Micorrhyzas and Plant. Growth and Development. Boston, 1988.

Harley, J.L. – Micorrhyzal Symbiosis. Londra, 1983.

Harley, J.L. – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 17. Liskens şi Heslop-Harrison edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1984.

Harris, D. ş.a. – New Phytol. 1985, 101, 427–440.

Hawkesford, M.J. şi *Belcher, A.R.* – Planta, 1991, 185, 323–329.

Hayman, D.S. – în Soil Microbiology. Walker edit. Londra, 1975.

Heller, R., Esnault, R. şi *Lance, C.* – Physiologie vegetale, vol. 1. Paris, Milano, Barcelona, Mexico, 1989.

Hodges, T.K. – Advances Agron. 1973, 25, 163–207.

Hodges, T.K. – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 2 A. Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

Hope, A.B. şi *Walker, N.A.* – Physiology of Gigant Algal Cell. Cambridge, 1975.

Jenny, H. şi *Grossenbacher, K.* – Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 1963, 27, 273–277.

Keller, P. şi *Denel, H. Z.* – Pflanzenernahr. Dug. Bodenk. 1957, 79, 119–131.

Kijne, J.W. – The Rhizobium infection process. În Biological Nitrogen Fixation. Stacey, Burris şi Evans edit. New York, 1992, 349–398.

Koide, R.T. şi *Schreiner, R.P.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1992, 43, 557–581.

Kuo, T. ş.a. – Plant. Sci. Lett. 1980, 17, 371–381.

Kursanov, A.L. – Asimilate Transport in Plants. Moscova, 1976.

Lauchli, A. ş.a. – Plant. Physiol. 1971, 48, 118–124.

Lauchli, A. – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 2 B. Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

Lauchli, A. ş.a. – Plant. Cell Environ. 1978, 1, 217–223.

Lauchli, A. şi *Bieleski, R.L.* – Encycl. Plant. Physiol, vol. 15 A. Berlin, Heidelberg, New York, 1983.

Leruge, P. ş.a. – Nature. 1990, 344, 781–784.

Lindeberg, G. – Proceedings of the 1st European Symposium on Mycorrhizae. Dijon, 1985, 197–206.

Liskens, H.F. şi *Heslop-Harrison, J.* – Encycl. Plant. Physiol, vol 17. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1984.

Ljunggren, H. – Physiol. Plant. Suppl. 1969, 5.

Lundegardh, H. – Physiol Plant. 1950, 3, 103–151.

Luttge, V. şi *Pitman, M.G.* – Encycl. Plant. Physiol, vol.2 A. Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

Luttge, V. şi *Pitman, M.G.* – Encycl. Plant. Physiol, ol 2 B. Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

Luttge, V., Kluge, M. şi *Bauer, G.* – Botanique Tec. et Doc. Paris, 1993.

Lynch, J.M. şi *Whipps, M.* – Plant. Soil. 1990, 129, 1–10.

*Madore M.*şi *Webb J.A.* – Can. J. Bot. 1981, 59, 1550–2557.

Marschner, H. – Mineral Nutrition of Higher Plants. Londra, 1995.

Massicotte, H.B. ş.a. – Can. J. Bot. 1986, 64, 177–192.

Matvienco, M. ş.a. – Plant. Mol. Biol. 1994, 26, 487–489.

Mellin, E. – in Tree Growth. Kozlowski edit. New York, 1962, 247–263.

Miller, N. – Ann. Bot. 1986, 57, 419–434.

Minar, J. ş.a. – Proceedings "Physiological Aspects of Plant. Nutrition", Praga, 1988, 89–100.

Molina, R. şi *Trappe, J.M.* – New Phytol. 1982, 90, 495–509.

Mollenhauer, H.H. ş.a. – J. Ultrastructure Res. 1961, 5, 193–200.

Moorby, J. – Transport Systems in plants. Londra, New York, 1981.

Nadler, K.D. şi *Avissar, N.* – Plant. Physiol. 1977, 60, 433–436.

Nguen, T. ş.a. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1985, 82, 5040–5044.

Nicolson, T.H. – Proceedings of the 1st European Symposium on Mycorrhizae. Dijon, 1985,23–33.

Ouyong, L.J. ş.a. – FEBS Lett. 1991, 293, 188–190.

Parker, C.A. – J. Soil Sci. 1957, 8, 48–59.

Parsons, R. şi *Day, D.A.* – Plant. Cell Environ. 1990, 13, 501–512.

Pawlowcki, K. şi *Bisseling, T.* – The Plant. Cell. 1996, 8, 1899–1913.

Pitman, M.G. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1977, 28, 71–88.

Plassard, C. ş.a. – Proceedings of the 1st European Symposium on Mycorrhizae, Dijon, 1985, 111–120.

Plymale, E.L. şi *Wilie, R.B.* – Am. j. Bot. 1944, 31, 99–106.

Quispel, A. – în Encycl. Plant. Physiol., vol 15 A. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983.

Read, D.J. – Proceedings of the 1st European Symposium on Mycorrhizae, Dijon,1985,169–176.

Relic, B. ş.a. – Mol. Plant. Microbe Interact. 1993, 6, 764–774.

Rougier, M. – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 13 B. Berlin, Heidelberg, New York, 1983.

Rovira, A. – Bot. Rev. 1969, 35, 35–57.

Rovira, A. şi *Davey, C.B.* – în The Plant. Root and its Environment. Charlottesville, Virginia, 1974.

Rovira, A. ş.a. – Encycl. Plant. Physiol, vol. 15 A. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983.

Satler, R.L. şi *Moran, N.* – Physiol. Plant. 1988, 72, 816–820.

Scheres, B. ş.a. – Plant. Cell. 1990, 2, 687–700.

Scheres, B. ş.a. – Cell. 1990, 60, 281–294.

Schwab, S.M. ş.a. – New Phytol. 1991, 117, 387–389.

Sebaneck, J. – Plant. Physiology. Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo, 1992.

Sequera, L. – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 17. Liskens şi Heslop– Harisson edit. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1984.

Serrano, R. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1989, 40, 61–94.

Shaw, V.K. şi *Brill, W.J.* – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1977, 74, 3249–3253.

Singh, C. şi *Jacobson, L.* – Physiol. Plant. 1977, 39, 37–78.

Staples, R.C. şi *Toennissen, G.H.* – Salinity tolerance in plants. New York, 1987.

Tyree, M.T. şi *Sperry, J.S.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1989, 40, 19–38.

Verma, D.S.P. – Plant. Cell. 1992, 4, 373–382.

Warrington, S.J. ş.a. – Can. J. Bot. 1981, 59, 2135–2139.

Wilson, P.W. – The Biochemistry of Symbiotic Nitrogen Fixation. Madison, 1940.

Witty, J.F. ş.a. – J. Exp. Bot. 1987, 38, 1129–1140.

Witty, J.F. ş.a. – Plant. Cell Biol. 1986, 3, 275–315.

Capitolul 3
Transportul substanţelor prin plante

Transportul substanţelor lichide, al celor solide aflate în stare dizolvată (substanţe organice şi anorganice) şi al celor gazoase (oxigen, dioxid de carbon), prin plante, constituie un proces fiziologic complex, care se realizează prin celule şi ţesuturi specializate şi nespecializate. Transportul acestor substanţe are loc prin celulele rădăcinii, prin xilem, prin frunze şi prin floem. Unele particularităţi se constată în cazul transportului spre organele de depozitare, al retranslocării substanţelor şi în cazul transportului compuşilor gazoşi.

3.1. Transportul substanţelor la nivel celular

Transportul substanţelor la nivel celular are loc în mod diferenţiat: în citoplasmă, prin membranele plasmatice, şi în organitele celulare.

Transportul substanţelor prin *citoplasmă* se realizează fie în stare dizolvată printr-un proces de difuziune, fie cu participarea veziculelor transportoare. Transportul substanţelor în stare dizolvată este facilitat şi de existenţa curenţilor citoplasmatici, generaţi de contracţiile microfibrilelor de actinomiozină, din citoschelet (Haupt şi Feinlih, 1979).

Transportul substanţelor biosintetizate din complexul Golgi şi reticulul endoplasmatic se realizează prin intermediul veziculelor transportoare care se deplasează cu ajutorul curenţilor citoplasmatici, iar microtubulii şi proteinele informaţionale asigură direcţia de mişcare a veziculelor.

Transportul intracelular necesită consum de energie, care este furnizată de ATP-ul produs în mitocondrii. Potenţialul de fosforilare din mitocondrii este menţinut la un nivel mai coborât comparativ cu cito-

plasma, ceea ce determină un transport permanent de ATP spre aceasta.

Transportul substanţelor în *vacuolă* se efectuează, în principal, prin transport activ pe baza diferenţei de potenţial (Mac Robbie, 1971) sau cu participarea proteinelor transportoare. Un rol important îl au pompele electrogene care menţin valoarea pH-ului vacuolar la un nivel scăzut. Transportul protonilor în vacuolă se face cu participarea pompei de protoni-ATP-ază, care diferă de cea situată în plasmalemă prin următoarele:

- transportă protonii fără să se combine cu fosfatul din ATP;
- transportă doi protoni pentru fiecare moleculă de ATP hidrolizată, fiind mai eficientă din punct de vedere energetic comparativ cu ATP-aza din plasmalemă care transportă un singur proton pentru fiecare mol de ATP hidrolizat;
- nu este dependentă de potasiu.

Pe lângă aceste pompe de protoni – ATP-ază, în tonoplast există şi pompe de protoni pirofosfatază (Rea şi Sanders, 1987).

Doll şi colab. (1979) au pus în evidenţă în celulele speciei *Chenopodium* un sistem de transport activ al zaharozei, dependent de ATP.

Numeroase substanţe sunt transportate în vacuolă prin pinocitoză. Baur şi Wilkin-Shaw (1974) consideră că substanţele tanoide sintetizate în reticulul endoplasmatic sau în veziculele provenite din acesta sunt transportate în vacuolă în mod direct, prin canale sau prin pinocitoză.

Acumularea alcaloizilor în vacuole este considerată de Marty (1971) ca o sechestrare a acestor substanţe, ca urmare a activităţii autofage a vacuolelor.

Transportul prin *membranele mitocondriale* se realizează diferenţiat în funcţie de natura substanţelor.

Transportul ADP-ului şi al ATP-ului se realizează cu ajutorul unui transportor specific, prin transport antiport. ADP-ul este transportat preferenţial în mitocondrii, iar ATP-ul spre citoplasmă (Pfaff ş.a., 1969).

Substanţele intermediare ciclului Krebs, respectiv acizii di-, tricarboxilici sunt transportaţi specific conform schemei din *figura 3.1.* (Heldt, 1976).

Acizii graşi sunt activaţi în membrana externă mitocondrială. Esterii acizilor graşi formează cu carnitina, acetilcarnitina, care este transferată prin membrana mitocondrială internă, cu ajutorul unui transportor specific (Ramsey şi Tubbs, 1975).

O parte din proteinele mitocondriale sunt biosintetizate în citoplasmă, după care sunt transportate prin membrana mitocondrială. Moore ş.a. (1994) susţin că o parte din polipeptide sunt încorporate direct în membrana mitocondrială externă. Proteinele destinate matricei mitocondriale conţin în proporţie mare serină, alanină, leucină, reziduuri bazice şi puţini aminoacizi. Aceste proteine străbat membrana mitocondrială externă printr-un canal proteic, până în spaţiul intermembranal. Forţa de transport provine de la citocrom C-hem liază (CCHL). În spaţiul intermembranal, unele proteine cu moleculele mai mari sunt clivate în prezenţa unor proteaze, după care sunt transportate prin membrana mitocondrială internă, printr-un proces electroforetic, la o diferenţă de potenţial de –35...–60 mV.

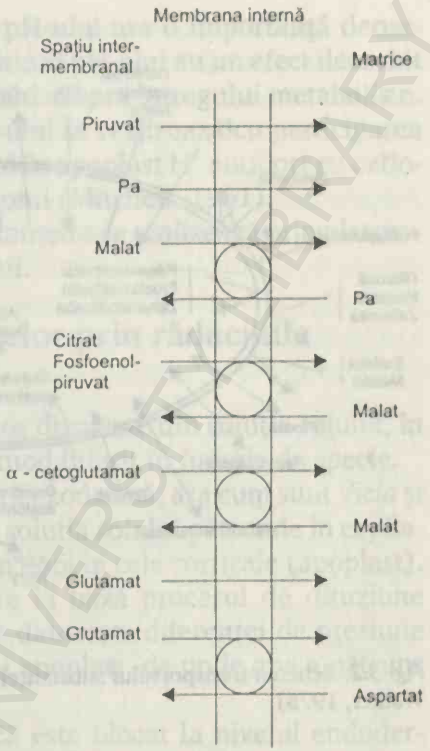


Fig. 3.1. Schema transportului unor substanţe prin membrana mitocondrială internă (dipă Heldt, 1976)

Transportul prin membranele *cloroplastelor* se realizează în sens dublu pentru trioze, pentoze, riboză, hexozomonofosfaţi, acizi organici, glicolat, dioxid de carbon şi oxigen (Walker, 1975). Pot fi transportaţi prin membranele cloroplastelor şi aminoacizii, precum şi fosforul anorganic, ADP-ul şi ATP-ul *(Fig. 3.2.)*. Sunt transportate, de asemenea, şi polipeptide codificate de AND-ul nuclear, care intră în compoziţia enzimei ribulozo-1,5-difosfat carboxilază.

Desfăşurarea reacţiilor metabolice din citoplasmă şi din organitele celulare determină modificarea concentraţiei ionilor de hidrogen şi în consecinţă a pH-ului. Astfel, fotosinteza, asimilarea azotului nitric şi amoniacal, transportul anionilor şi al cationilor, eliminarea acizilor organici etc. determină modificarea valorii pH-ului. Valorile caracteristice pentru citoplasmă şi pentru organitele celulare sunt prezentate în *figura 3.3.*

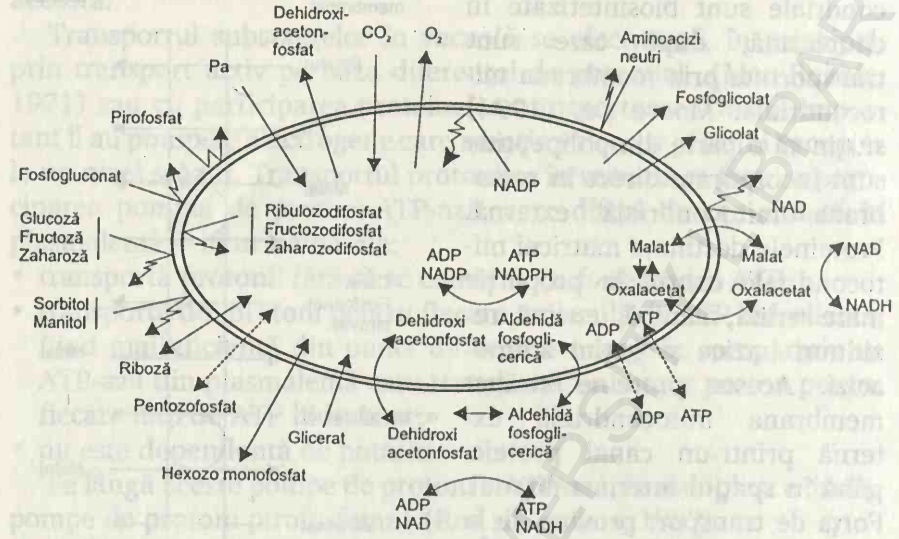


Fig. 3.2. Schema transportului substanţelor prin membranele cloroplastelor (după Walker, 1975)

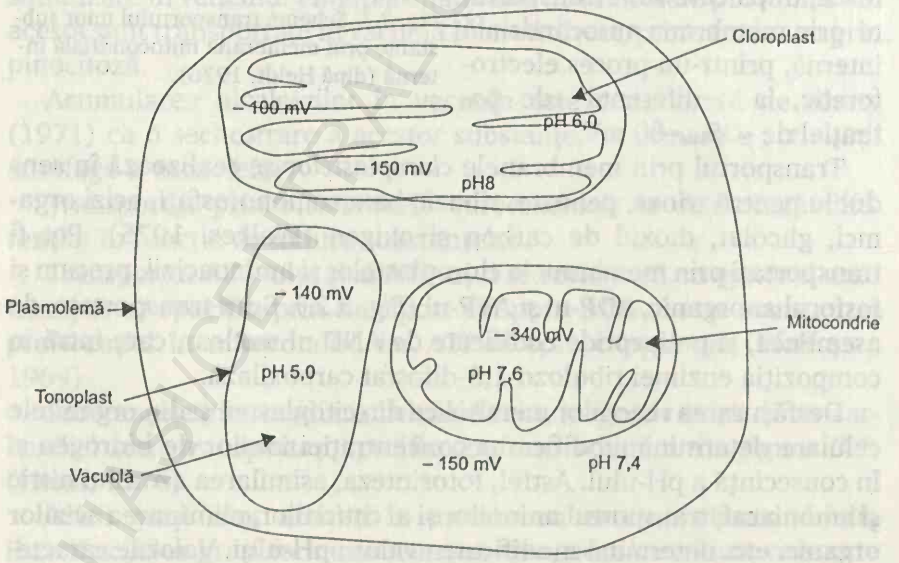


Fig. 3.3. Valoarea pH-ului şi a potenţialului bioelectric celular (după Sebaneck, 1992)

Menţinerea constantă a valorii pH-ului are o importanţă deosebită, deoarece modificări mici ale valorii pH-ului au un efect deosebit asupra activităţii enzimatice şi în final asupra întregului metabolism. Menţinerea constantă a valorii pH-ului se realizează cu participarea pompelor de protoni care transportă în apoplast H^+ antiport cu cationii (K^+ sau Na^+) sau simport cu anionii (Mitchell, 1961).

Transportul intercelular al substanţelor se realizează prin plasmodesme şi are la bază legile difuziunii.

3.2. Transportul substanţelor prin rădăcinile plantelor

Pătrunderea apei şi a substanţelor dizolvate din soluţia solului, în celulele rădăcinii, se realizează în mod diferit în funcţie de specie.

În cazul plantelor cu rădăcină fără exodermă, aşa cum sunt *Vicia* şi *Pisum* (Enstone şi Peterson, 1992), soluţia solului pătrunde în capilarele pereţilor celulelor rizodermei şi apoi în cele corticale (apoplast). Transportul ionilor în apoplast are la bază procesul de difuziune (Tyree, 1969). Transportul apei se datoreşte diferenţei de presiune hidrostatică dintre soluţia solului şi apoplast, de unde apa a pătruns în celule prin osmoză.

Transportul pe cale apoplasmică este blocat la nivelul endodermei, datorită prezenţei în pereţii celulari a benzilor lui Caspary, alcătuite din suber *(Fig. 3.4.)*. Apa şi ionii din soluţia din apoplast sunt transportaţi prin plasmalemă, simultan, în toate celulele corticale.

Conductibilitatea hidrică a apoplastului nu este dependentă de presiunea de turgescenţă (Zimmermann şi Stendle, 1975) şi variaţia acestui parametru pentru apoplastul celulelor rădăcinii de *Zea mays* este de $1{,}4 \times 10^{-9}$ mS/bar (Tyree, 1969).

Soluţia din apoplast conţine ioni, fapt dovedit de Krichbaum ş.a. (1967), prin microautofotografie. Calea apoplasmică reprezintă cir-

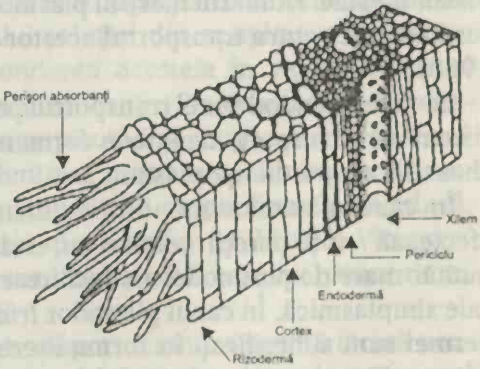


Fig. 3.4. Structura transversală a rădăcinii

ca 3–30 % din volumul celulelor plantelor de *Triticum* şi *Hordeum* şi constituie calea de transport cu minimă rezistenţă. Apoplastul reprezintă un important rezervor de apă ce poate fi utilizat în condiţii de secetă. Viteza de transport a apei şi ionilor prin apoplast este de 1,56 $\times 10^{-6}$ m/s, fiind de 10 ori mai mare comparativ cu transportul pe cale simplasmică-vacuolară (Briggs, 1967).

Formarea la unele specii a exodermei modifică procesul de absorbţie în rădăcină a apei şi a substanţelor dizolvate. Astfel, la *Helianthus* şi la *Zea mays,* specii la care rădăcina formează la suprafaţă o exodermă, pătrunderea soluţiei solului în apoplast este împiedicată de prezenţa suberificărilor din pereţii celulari. Ca urmare absorbţia substanţelor are loc numai prin perişorii absorbanţi care au pereţii celulari alcătuiţi din caloză, substanţă ce se caracterizează printr-o mare permeabilitate.

Transportul ionilor prin plasmalemă se face prin transport activ, fapt dovedit de concentraţia mai mare a acestora în celulele rădăcinii. Pompele de ioni din plasmalema perilor absorbanţi şi a celulelor corticale funcţionează în acelaşi sens, transportând ionii din apoplast în simplast. O parte din ionii ajunşi în simplast sunt transportaţi activ prin tonoplast în vacuolă, unde generează presiunea de turgescenţă.

Acumularea ionilor în simplast şi în vacuolă generează potenţialul osmotic care determină transportul apei prin plasmalemă şi, respectiv, prin tonoplast, printr-un proces de osmoză.

Apa şi substanţele minerale acumulate în citoplasma perilor absorbanţi şi ai celulelor corticale sunt transportate pe cale simplasmică spre vasele lemnoase. Calea simplasmică reprezintă un sistem de transport continuu, care se realizează de la celulă la celulă, prin plasmodesme. Numărul mare al plasmodesmelor asigură un debit corespunzător pentru transportul acestor substanţe (Clowes şi Jumper, 1968).

La nivelul endodermei transportul pe cale apoplasmică este unicul sistem de transport, deoarece formarea benzilor lui Caspary blochează transportul apoplasmic.

În cazul plantelor monocotiledonate, procesul de suberificare afectează toţi pereţii celulari ai endodermei, dar prezenţa unui număr mare de plasmodesme facilitează transportul substanţelor pe cale simplasmică. În cazul plantelor *Iridaceae*, pereţii celulelor endodermei sunt suberificaţi în forma literei U şi sunt lipsiţi de plasmodesme. Transportul substanţelor se realizează în acest caz prin celulele de pasaj.

Celulele de pasaj sunt situate printre celulele endodermei şi au rolul în cazul plantelor *Iridaceae* de a transporta apa şi substanţele minerale spre periciclu. La celelalte specii, celulele de pasaj facilitează transportul unor ioni (ex. calciu), de la xilem către parenchimul cortical (Ziegler ş.a., 1963).

Suberificarea pereţilor celulari ai endodermei reprezintă o modificare adaptativă prin faptul că benzile lui Caspary constituie o barieră pentru difuzia apei şi a substanţelor minerale din celulele moarte ale xilemului, prin apoplast, spre soluţia solului. În acelaşi timp îngroşarea endodermei reduce transportul spre vasele lemnoase ale unor ioni, ca de exemplu calciu şi magneziu, care sunt tansportaţi în proporţie mică, pe cale simplasmică (Clarkson,1974, Lauchli şi Bieleski, 1983).

Cercetările efectuate de Lauchli ş.a. (1974) au precizat că transportul ionilor de la celulă la celulă se poate realiza şi prin intermediul reticulului endoplasmatic. Pe această cale poate fi transportat clorul în rădăcinile de *Hordeum* şi magneziul în rădăcinile de *Cucurbita*.

Viteza de transport pe cale simplasmică variază între 1 şi 5 mm/oră şi se realizează prin difuziune, de la celulele exterioare, în care se află un conţinut mai mare de ioni, spre celulele pericicluului şi ale parenchimului lemnos, din care aceştia sunt transportaţi activ în apoplast. Transportul apei pe cale apoplasmică este determinat de diferenţa de presiune hidrostatică dintre celulele corticale şi cele ale pericicluului şi ale parenchimului lemnos.

Celulele endodermei, pericicluului şi parenchimului vascular acţionează ca o pompă ce secretă ionii spre apoplast. Acumularea ionilor în apoplast conduce la concentrarea soluţiei, ceea ce determină exosmoza apei. Creşterea volumului soluţiei din apoplast generează o presiune care determină pătrunderea acesteia în vasul lemnos şi ascensiunea acesteia sub forma sevei brute. Presiunea care se generează la acest nivel este o presiune pozitivă şi activă, ce se realizează cu consum de energie şi se evidenţiază primăvara, sub forma plânsului plantelor. Această presiune, cunoscută ca **presiune radiculară**, are valori ce variază în funcţie de specie astfel: –1,2 bari la *Vitis vinifera*, –2,0....–2,5 bari la *Betula verucoza* şi –9,0 bari la *Castanea sativa*.

Pitman (1977) consideră că transportul ionilor prin rădăcină poate fi comparat cu funcţionarea a două pompe: una la exteriorul rădăcinii, în celulele corticale, care transportă activ ionii din soluţia

solului sau apoplast, în simplast şi alta la nivelul celulelor situate după endoderma, care " secretă" ionii spre exterior, în apoplast.

Lauchli ş.a. (1978) au demonstrat că transportul activ al ionilor în vasele lemnoase este procesul-cheie al transportului prin rădăcină. În apropierea vaselor lemnoase se găsesc celule de transfer, care au plasmalema cutată, cu suprafaţa mult mărită. Aceste celule sunt specializate pentru transportul substanţelor spre vasele lemnoase (Pate şi Gunning, 1972).

Kobek şi Koziarka (1992) subliniază faptul că în zona de absorbţie maximă a apei, vasele lemnoase au pe peretele interior un strat subţire de citoplasmă care are rolul unei membrane.

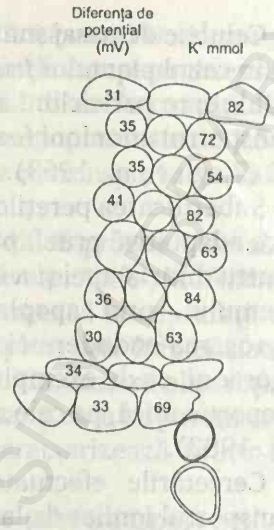


Fig. 3.5. Conţinutul în potasiu şi diferenţa de potenţial bioelectric din celulele rădăcinilor de *Zea mays* (după Bowling, 1973)

Calea vacuolară are o pondere redusă în transportul ionilor prin celulele rădăcinii, datorită consumului suplimentar de energie necesar pentru transportul prin tonoplast. Principalul rol fiziologic al vacuolelor constă în generarea potenţialului osmotic şi a presiunii de turgescenţă care să împiedice turtirea celulelor sub presiunea solului. După Molz (1926), presiunea osmotică celulară la nivelul perilor absorbanţi are valoare de – 0,7 MPa. În primul strat de celule corticale presiunea creşte la – 0,14 MPa şi în continuare până la ultimul strat cortical unde are valoare de – 0,30 MPa. În celulele endodermei presiunea osmotică scade la – 0,17 MPa, în periciclu la – 0,09 MPa şi în parenchimul central la – 0,08 MPa, datorită forţei de absorbţie generată în frunze de procesul de transpiraţie. Creşterea presiunii osmotice din celulele corticale spre endodermă nu a fost confirmată însă de cercetările ulterioare. Determinările efectuate de Bowling (1973), privind conţinutul celulelor rădăcinii în potasiu, care are ponderea în realizarea presiunii osmotice, au evidenţiat variaţii mici de la celulă la celulă *(Fig. 3.5.)*.

Transportul ionilor prin rădăcini se face în mod selectiv. Astfel, calciul şi magneziul se transportă pe cale apoplasmică, acest proces fiind mai intens în rădăcinile tinere. Suberificarea exodermei şi a pereţilor celulelor endodermei diminuează mult absorbţia şi

transportul acestor elemente. În aceste condiţii calciul şi magneziul se depozitează în celulele din zona apicală a rădăcinii.

La multe specii de plante, azotul nitric suferă un proces de reducere înainte de a fi transportat spre organele aeriene. Activitatea maximă a acestui proces a fost determinată în celulele din zona de creştere şi scade spre baza rădăcinii (Dudel şi Kohl, 1974). Variaţiile diurne-nocturne nu influenţează intensitatea acestui proces, aşa cum s-a constatat în cazul organelor aeriene.

Plantele calcicole la care raportul K^+/Ca^{2+} este de cca 1 fac excepţie. În cazul acestor plante, calciul este transportat pe cale activă, în acest proces fiind implicată o ATP-ază asociată cu membranele plasmatice.

Transportul apei şi al ionilor prin rădăcină este influenţat de prezenţa fitohormonilor. Astfel, acidul abscisic nu influenţează transportul ionilor prin rădăcină, dar inhibă transportul acestora prin xilem (Cram şi Pitman, 1972). Citochininele determină creşterea rezistenţei celulelor rădăcinii la transportul apei (Tal şi Amber, 1971). Auxinele stimulează activitatea pompelor de protoni, iar giberelinele, prin acţiunea lor de creştere a permeabilităţii membranelor plasmatice, favorizează ieşirea ionilor din celulele rădăcinii (Lutge şi colab.,1968).

3.3. Transportul sevei brute prin xilem

Transportul sevei brute de la rădăcină spre frunze se realizează pe cale apoplasmică, prin **xilem**. Acesta este alcătuit din traheide, în cazul criptogamelor vasculare şi a gimnospermelor, celule moarte, fusiforme, cu pereţii despărţitori perforaţi. Plantele angiosperme au xilemul alcătuit din trahei, parenchim lemnos şi fibre lemnoase.

Xilemul rezultă în urma diviziunii cambiului şi pe parcursul procesului de diferenţiere are loc autoliza conţinutului şi a pereţilor transversali ai celulelor care vor forma vasele lemnoase. Ulterior se formează îngroşări inelate, spiralate, punctate sau reticulate ale pereţilor laterali, care menţin deschise vasele lemnoase, susţinând presiunea laterală a celulelor vii şi presiunea negativă din interior.

Diametrul vaselor lemnoase variază între 0,04 şi 0,08 mm, iar lungimea este cuprinsă între câţiva centimetrii până la aproximativ 1,2 m la *Betula lutea* şi 5,0 m la *Fagus grandifolia* (Greenidge, 1952).

Xilemul din plantele lemnoase formează două zone distincte. Alburnul, de culoare mai deschisă, situat la exterior, este alcătuit din

vase lemnoase funcţionale. Spre interior se găseşte duramenul, care este alcătuit din vase lemnoase nefuncţionale, obturate de tile şi conţin depozitate substanţe tanoide prin oxidarea cărora se obţine culoarea brună caracteristică. Tilele rezultă din evaginarea plasmalemei din celulele învecinate vii în vasele lemnoase. Trecerea unei părţi din citoplasmă în această evaginare conduce la formarea unei vezicule ce obturează vasul. Aceasta constituie una din cauzele pentru care transportul sevei brute are loc prin vasele lemnoase ale alburnului.

Seva brută reprezintă o soluţie diluată ce conţine 0,05–0,4% substanţe solubile. Acestea sunt constituite din ioni, substanţe organice reprezentate de glucide (glucoză, fructoză, zaharoză), aminoacizi, amide, acizi organici, enzime, vitamine, hormoni etc. Aceste substanţe provin din sol (ex. apa şi substanţele minerale), din recircularea unor compuşi care provin din seva elaborată (ex. glucidele, vitaminele etc.), dar constituie şi substanţe sintetizate la nivelul rădăcinii, aşa cum sunt citochininele şi acidul abscisic.

Glucidele reprezintă 0,3–0,4 %, dar pot să ajungă până la 2,2–4,8 % la *Acer saccharinum* (Taylor, 1956). Primăvara, în primele săptămâni după intrarea în vegetaţie seva brută din *Vitis vinifera* conţine 0,5–1,0 % glucide, iar cea de la *Betula verrucosa* 2,0 %.

Substanţele minerale din seva brută sunt reprezentate de ionii de K^+, Ca^{2+} Mg^{2+}, Na^+, PO_4^{3-}, Cl^-, SO_4^{2-} şi unele forme de azot mineral *(Tabelul 3.1.)*. De asemenea s-au identificat ioni de bor, cupru, zinc şi mangan. Fierul este transportat sub formă de chelat cu citratul, iar sulful sub forma aminoacizilor: metionină, cistină şi cisteină (Pate, 1954).

În ceea ce priveşte formele de azot transportate prin xilem, s-a constatat o variaţie mare în funcţie de specie.

În cazul speciilor la care reducerea nitraţilor se face în rădăcină (ex. *Pisum*), formele de translocare a azotului prin xilem sunt aminoacizii, amidele, ureidele sau acidul alantoic.

Speciile la care reducerea nitraţilor se face în frunze (ex. la *Xanthinum*) au ca formă principală de transport al azotului prin xilem, azotul nitric.

La unele specii aşa cum sunt pomii, reducerea nitraţilor se face atât în leucoplastele din rădăcină, cât şi în cloroplastele din frunze. În acest caz formele de transport al azotului sunt reprezentate atât de nitraţi, cât şi de amide (asparagină, glutamină).

Tabelul 3.1. **Conţinutul în elemente minerale din soluţia solului, din xilem şi floem (după Robson şi Pitman,1983)**

Elementul	Soluţia solului mmol	Seva brută mmol	Seva elaborată mmol
Calciu	0–5 000	400–4 500	250–2 650
Potasiu	0–5 000	500–11 500	20 000–85 000
Magneziu	0–6 000	80–1 125	2 100–23 000
Sodiu	125	1 600–2 600	60–19 000
Fosfor	0–2	30–1 500	10 000
Sulf	0–2 000	1 400	900–1 200
Azot	0–3 000	700–30 000	–
Clor	200	1 300–3 300	7 900–11 900
Fier	0,03–3	15–30	75–220
Cupru	0,01–0,6	1,5–2,0	3–140
Zinc	0,03	5–l0	3–170
Mangan	sub 0,02	7–11	9–25
Cobalt	0,007–0,2	0,4–14	nd
Bor	3–l 000	60–75	nd
Molibden	0,02–0,05	0,5–4,0	0,1

nd = nedeterminat.

În timpul transportului sevei brute prin vasele lemnoase, concentraţia acesteia descreşte considerabil. Substanţele solubile sunt absorbite de celulele în creştere ale cambiului şi ale parenchimului lemnos. Unii ioni, ca de exemplu calciul, sunt absorbiţi din seva brută de pereţii celulelor xilemului.

Presiunea osmotică a sevei brute variază între –1,0 şi –16,0 MPa în cazul plantelor lemnoase şi –0,2 şi –0,6 MPa la cele ierboase.

Datorită prezenţei în vasele lemnoase ale substanţelor osmotic active, la interiorul acestora se generează un potenţial osmotic, cu toate că acestea sunt alcătuite din celule moarte, lipsite de membrane semipermeabile. Generarea potenţialului osmotic este posibilă datorită faptului că vasele lemnoase sunt înconjurate de celule vii, dar valoarea acestui potenţial reprezintă 1/3–1/2 din potenţialul osmotic corespunzător concentraţiei sevei brute (Canny, 1995).

Forţele care contribuie la circulaţia sevei brute prin vasele lemnoase trebuie să fie suficient de mari, pentru a asigura ascensiunea acesteia la zeci de metri până la apexul celor mai înalte plante. Gradientul necesar pentru acest proces este de 2 bari/ m.

Forţele care determină ascensiunea sevei brute sunt: presiunea radiculară şi forţa de aspiraţie a frunzelor, alături de care participă şi forţa de capilaritate, de coeziune şi adeziune.

Presiunea radiculară se manifestă înainte de formarea frunzelor, dar şi în condiţii de umiditate ridicată a solului şi transpiraţie redusă. Se realizează pe seama unui consum energetic, fiind o presiune activă şi pozitivă. Presiunea radiculară se pune în evidenţă, mai ales, primăvara, în primele 3–5 săptămâni de la intrarea în vegetaţie, când determină fenomenul de "lăcrimare" la *Vitis*.

Rolul presiunii radiculare creşte, în condiţii de transpiraţie redusă, perioadă în care menţine curentul ascendent al sevei brute şi determină eliminarea apei prin gutaţie.

Presiunea generată de rădăcinile plantelor variază în funcţie de specie, soi şi condiţiile agropedoclimatice între – 0,5 şi – 0,6 MPa.

Forţa de aspiraţie a frunzelor este generată de procesul de transpiraţie care conduce la concentrarea sucului din celulele mezofilului frunzelor. În felul acesta se formează o presiune negativă, care determină absorbţia pasivă a sevei brute, prin vasele lemnoase. Presiunea de aspiraţie a frunzelor variază în funcţie de specie între – 5,2 MPa la *Picea pungens*, – 4,8 MPa la *Citrus reticulata*, – 3,4 MPa la *Salix babylonica*, – 1,9 MPa la *Helianthus annus*, – 1,4 ..– 2,3 MPa la pomii fructiferi şi – 0,9 MPa la *Zebrina pendula*. Trebuie subliniat faptul că potenţialul osmotic al frunzelor este în medie – 0,5 ..– 3,0 MPa şi poate ajunge la – 4,0 .. – 8,0 MPa, la halofite (Salisbury şi Ross, 1991).

Forţa de aspiraţie a frunzelor reprezintă principala forţă care determină transportul ascendent al sevei brute şi acţionează atâta timp, cât frunzele îşi menţin starea lor fiziologică.

Ascensiunea sevei brute este favorizată şi de **forţa de capilaritate**. Conform legii lui Jurin-Borelli, înălţimea la care se ridică lichidul într-un capilar este invers proporţională cu diametrul acestuia.

În capilarele vaselor lemnoase seva brută circulă sub forma unei coloane neîntrerupte. Menţinerea intactă a acestei coloane se datoreşte **forţei de coeziune** dintre moleculele soluţiei. Dar în aceste capilare se pot forma şi bule de aer, numărul lor crescând pe măsură ce presiunea negativă este mai mare (Romberger ş.a.,1993). Tyree şi Spery (1989) au dovedit că în vasele lemnoase se formează bule de

aer datorită numătorilor factori: îngheţul apei iarna, stresul hidric din timpul verii etc.

Taiz şi Zeiger (1991) consideră că prezenţa bulelor de aer în vasele lemnoase împiedică transportul sevei brute. Cercetările recente au dovedit însă că la interfaţa dintre lichidul şi gazul dintr-un capilar deschis la un capăt se generează un **curent de masă Maragnoni**, contrar forţei de gravitaţie. Curentul se formează din zonele cu tensiune superficială coborâtă (puţini ioni şi multe proteine sau substanţe mucilaginoase) către cele cu tensiune superficială mărită (Zimmermann ş.a.,1994). În acest caz forţa care ia naştere la nivelul meniscului cu concavitatea mai mare (inferior) depăşeşte pe cea generată în meniscul cu concavitatea mai mică (superior), generând astfel o forţă care determină ascensiunea sevei brute prin vasul lemnos.

Zimmermann ş.a. (1994) au identificat pe pereţii interni ai vaselor lemnoase filamente vâscoase alcătuite din substanţe polimere care generează un **curent de convecţie** care este suficient pentru a anula forţa de gravitaţie şi pentru a ridica seva brută până la înălţimea de 100 m (Amin, 1982).

Presiunea sevei brute din xilem variază cu specia în următoarele limite: 0 ..–5 bari, la *Lycopersicon esculentum*, –2 ..–10 bari la *Ricinus* şi *Malus* şi –9 bari la *Fraxinus*.

Pentru ascensiunea sevei brute prin xilem este necesară o presiune de aproximativ 1 bar/m, respectiv 100 bari pentru a ridica seva brută până în vârful unei liane cu înălţimea de 100 m.

Viteza de circulaţie a sevei brute prin vasele lemnoase variază cu specia între 1 m/h la *Nicotiana*, 43,6 m/h la *Quercus pedunculata* şi 150 m/h la lianele din pădurile ecuatoriale.

În cazul pomilor fructiferi, Taiz şi Zeiger (1991) au constatat că viteza de circulaţie a sevei brute este dependentă de diametrul vaselor lemnoase. Astfel, în cazul unor vase lemnoase cu diametrul de 25–75 μm, viteza maximă de circulaţie a sevei brute variază între 1 şi 6 m/h. În cazul vaselor cu diametrul mai mare, variind între 100 şi 200 μm, viteza maximă de circulaţie creşte la 16–45 m/h.

Cantitatea sevei brute care circulă prin vasele lemnoase este evaluată la 15–20 cm^3 /cm^2/ h .

Substanţele organice şi minerale existente în seva brută pot fi absorbite de către celulele vii din jur, pot fi depozitate în celulele parenchimului lemnos, în celulele frunzelor sau în organele de depozitare (fructe, seminţe etc.), sau sunt translocate prin celulele mezofilului

foliar, spre floem, intrând în alcătuirea sevei elaborate (Marschner, 1995).

3.4. Transportul substanţelor prin frunze

Seva brută transportată până la nivelul frunzelor ajunge la celule prin intermediul numeroaselor ramificaţii ale fasciculelor vasculare. În plantele dicotiledonate lemnoase, lungimea totală a nervurilor din frunze variază între 40 şi 170 cm/cm^2. Frunzele însorite au un număr mai mare de nervuri. De exemplu, la *Ulmus minor* lungimea nervurilor din frunzele însorite este de 170 cm/cm^2 , iar la cele umbrite, de 105 cm/cm^2 (Pymale şi Wylie, 1944).

Vasele conducătoare din frunze sunt funcţionale înainte de a începe exportul de asimilate, care corespunde cu realizarea a 30–60 % din suprafaţa maximă (Turgeon, 1989).

Circulaţia prin fasciculele conducătoare din frunzele de *Populus* este bidirecţională, în faza de tinereţe se transportă spre frunze substanţe provenite de la tulpină sau din frunzele mai bătrâne, pentru ca ulterior sensul circulaţiei să se modifice, transportându-se spre tulpină asimilatele sintetizate în frunze. Aceasta se datorează faptului că frunzele tinere nu produc suficiente substanţe fotosintetizate pentru creşterea lor şi pentru a compensa pierderile prin respiraţie (Fommer şi Sonnewald, 1995).

Cea mai mare parte din apa provenită din xilem este transportată pe cale apoplasmică, spre stomate, prin care este eliminată în mediul înconjurător. În cazul plantelor halofile, în frunzele cărora se află un exces de substanţe minerale, acestea sunt eliminate prin celulele glandulare din epiderma frunzelor.

O mică parte din apă este reţinută de celulele frunzelor pentru nevoile proprii, iar substanţele minerale sunt depozitate în cea mai mare parte în aceste celule, cu posibilităţi de reutilizare.

O altă parte din apa şi substanţele minerale transportate prin xilem sunt dirijate spre vasele liberiene prin intermediul cărora sunt aprovizionate celelalte celule din corpul plantelor. Concomitent sunt transportaţi şi compuşii organici rezultaţi din procesul de fotosinteză.

Principalii compuşi organici produşi în fotosinteză sunt triozofosfaţii. Aceştia sunt transportaţi în citoplasmă cu ajutorul unui transportor triozofosfat situat în membrana internă a cloroplastului, printr-un cotransport antiport cu fosforul anorganic. Transportorul triozofosfat din membrana cloroplastelor din spanac are greutatea

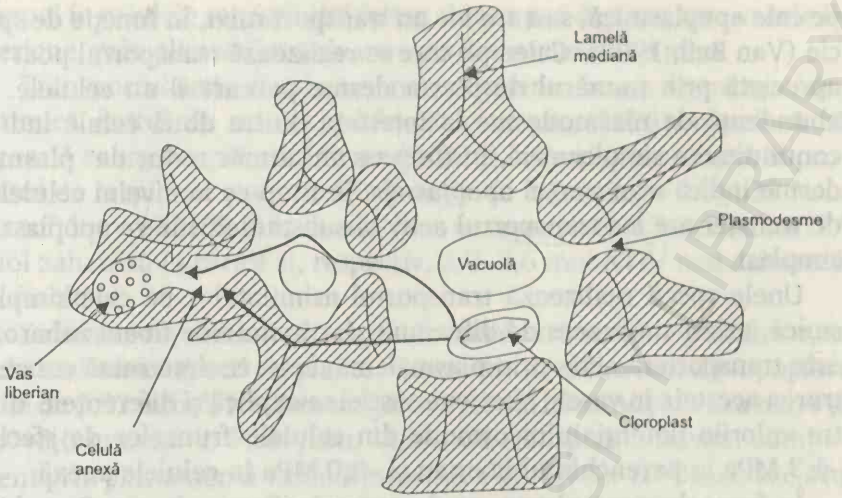


Fig. 3.6. Căile de transport al substanţelor prin frunze (după Moorby, 1981)

moleculară de 29 kDa şi reprezintă aproximativ 15 % din proteinele existente în această membrană. Membrana externă este mai permeabilă şi permite trecerea moleculelor cu greutatea moleculară de până la 10 kDa (Flugge şi Benz, 1984).

Triozofosfaţii transportaţi în citoplasmă sunt utilizaţi pentru sinteza zaharozei, a aminoacizilor şi a altor compuşi organici.

Zaharoza este principala formă de transport a glucidelor şi se biosintetizează din UDP- glucoză şi fructozo-6-fosfat. Reacţia este catalizată de enzima zaharozo fosfat sintază, care joacă un rol-cheie atât în sinteza zaharozei, cât şi în exportul acesteia din frunze (Huber şi Huber, 1992).

Transportul apei, substanţelor minerale şi al compuşilor organici până la vasele liberiene se realizează printr-un număr redus de celule, în medie 3–4. Acestea sunt reprezentate de 1–2 celule ale mezofilului foliar, de câte o celulă de transfer care are peretele îngroşat, plasmalema cutată, cu suprafaţă mare de transfer şi de câte o celulă anexă, prevăzută cu un număr mare de plasmodesme *(Fig. 3.6.)*.

Trebuie specificat însă faptul că nu toate speciile au celule de transfer.

Distanţa de transport dintre celulele mezofilului foliar şi vasele liberiene este de 270 mm în cazul plantelor cu tip fotosintetic C_3 şi 110 mm la cele cu tipul fotosintetic C_4 (Wordlaw, 1976).

Transportul substanţelor prin celulele mezofilului foliar, spre vasele liberiene, se realizează pe cale simplasmică, prin plasmodesme,

pe cale apoplasmică, sau are loc un transport mixt, în funcţie de specie (Van Bell, 1993). Calea pe care se realizează transportul poate fi apreciată prin numărul de plasmodesme pe care îl au celulele. O abundenţă de plasmodesme la interfaţa dintre două celule indică continuitatea simplasmică, în timp ce un număr redus de plasmodesme indică transportul apoplasmic, în timp ce la nivelul celulelor de transfer are loc transportul activ al substanţelor între apoplast şi simplast.

Unele specii realizează transportul asimilatelor pe cale simplasmică, printr-un proces de difuziune, dar înainte de floem zaharoza este transportată activ prin plasmalemă, ceea ce determină concentrarea acesteia în vasele liberiene. Astfel se explică şi diferenţele dintre valorile potenţialului osmotic din celulele frunzelor de sfeclă: –1,3 MPa în parenchimul liberian şi –3,0 MPa în celulele anexă.

În frunzele unor plante, ca de exemplu *Beta vulgaris*, *Cucurbita pepo* şi *Vicia faba*, predomină calea apoplasmică de transport (Madore şi Webb, 1981), în timp ce la alte specii, ca *Nicotiana tabacum*, *Triticum aestivum* şi *Zea mays*, precum şi în cazul pomilor fructiferi, calea simplasmică este prioritară. Pentru multe specii, ambele căi de transport au o importanţă similară, dar în condiţii nefavorabile importanţa căii apoplasmice creşte (Gamalei, 1991).

În cazul plantelor de porumb transportul apoplasmic este întrerupt de prezenţa celulelor tecii perivasculare, între celulele mezofilului şi vasele liberiene realizându-se o legătură pe cale simplasmică, prin plasmodesme.

Concentraţia mai mare de 100–200 de ori a zaharozei din vasele liberiene, comparativ cu cea din celulele mezofilului (Hay şi Walker, 1992), poate fi explicată numai prin existenţa unui transport activ prin plasmalemă. Ca urmare, se admite că la diferite niveluri structurale, până la celulele anexe, are loc un transport apoplasmic, urmat de unul simplasmic. Transportul zaharozei prin plasmalemă se realizează cu participarea unui transportor proteic care a fost caracterizat din punct de vedere biochimic de Laloi ş.a. (1993). Transportul prin plasmalemă se realizează cu participarea unei proteine transportoare, cu greutatea moleculară de 42 kDa (Li ş.a.,1992), printr-un cotransport zaharoză — protoni simport (Bush, 1990). Sinteza acestei proteine transportoare este codificată de genele SUT 1.

Turgeon (1984) presupune că glucidele trec din celulele mezofilului în celulele de transfer, unde se biosintetizează stahioza sau verbascoza. Aceste substanţe au moleculele prea mari pentru a trece

înapoi în celulele mezofilului foliar, dar se pot deplasa spre vasele liberiene, prin plasmodesmele care au dimensiuni mai mari.

Transportul activ al zaharozei necesită un consum de energie biochimică destul de ridicat. Astfel, Bauma ş.a. (1995) apreciază că această energie reprezintă în medie 29 % din energia produsă în procesul de respiraţie şi variază în funcţie de specie între 11 şi 32 % la cartof, între 13 şi 39 % la fasole, ceea ce reprezintă 2,3–4,2 mol ATP/ mol zaharoză la cartof şi, respectiv, 2,0–7,6 mol ATP/ mol zaharoză la fasole.

Zaharoza reprezintă principala formă de transport a glucidelor, la cele mai multe specii de plante. Concentraţia zaharozei din apoplast este de 0,07 mmol/l la *Beta vulgaris*, 0,15–1,15 mmol/l la *Zea mays* şi 1,0–5,0 mmol/l la *Vicia faba*. Viteza de transport a acestui component prin plasmalemă variază între $2,5 \times 10^{-9}$ şi 8×10^{-19} mol/sec. Nu se cunoaşte încă mecanismul prin care se reglează debitul transportului substanţelor spre vasele liberiene.

În cazul pomilor fructiferi, forma de transport a glucidelor o reprezintă sorbitolul (Faust, 1989).

Alături de apă, substanţe minerale şi glucide sunt transportate prin celulele frunzelor spre vasele liberiene şi aminoacizi, hormoni, vitamine şi alte substanţe în cantităţi mai mici. Acestea formează seva elaborată, care este transportată la toate organele, ţesuturile şi celulele plantelor.

3.5. Transportul sevei elaborate prin floem

Floemul este alcătuit din vase liberiene, celule anexe, celule de transfer, parenchim liberian, fibre liberiene şi se formează prin diviziunea inegală a procambiului.

Vasele liberiene sunt alcătuite din celule alungite (0,1–0,5 mm), aşezate cap la cap (Zahur, 1959), care sunt bogate în citoplasmă şi au mitocondrii, reticul endoplasmatic şi plastide în care se acumulează amidon sau proteine. Tonoplastul şi vacuolele sunt prezente în faza de tinereţe a celulelor, iar la unele specii, cum este *Lemna minor*, tonoplastul şi vacuola au fost identificate şi în celulele liberiene mature (Melargano şi Walsh, 1976). Pe parcursul diferenţierii lor nucleul, tonoplastul, dictiozomii, microtubulii şi ribozomii se biodegradează, iar pereţii transversali formează plăcile ciuruite (Esau, 1969). La unele specii, ca *Nicotiana tabacum*, nucleul este prezent pe tot parcursul vieţii *(Fig. 3.7.)*.

Plăcile ciuruite se apreciază că au rezultat din modificarea porilor prin care trec plasmodesmele, pori al căror diametru variază între 1–14,3 μm (Fahn, 1995). Prin aceşti pori se realizează continuitatea citoplasmei de la o celulă la alta. Prin plasmodesmele care străbat pereţii laterali se realizează legătura dintre vasele liberiene şi celulele anexe.

În citoplasma vaselor liberiene se găsesc proteine fibrilare (proteine-P) al căror rol fiziologic nu este bine precizat (Moorby, 1981). Aceste proteine, frecvente la plantele dicotiledonate, nu au fost identificate la unele plante monocotiledonate, aşa cum este *Zea mays*.

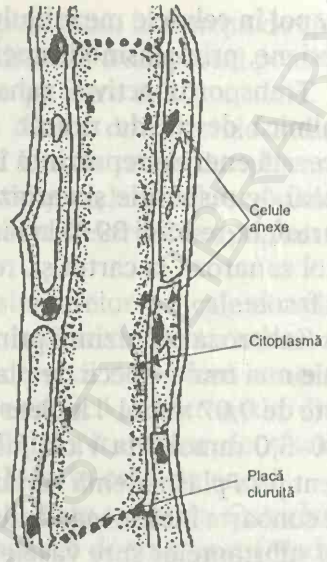


Fig. 3.7. Structura unui vas liberian

Proteinele P pot să aibă diferite forme: granulară (*Cucurbita*), tubulară (*Nicotiana*), fibrilară (*Ricinus*) sau cristalină (legume), în funcţie de specie şi vârstă (Sabris şi Hart, 1982) şi trec dintr-o celulă în alta, prin porii plăcilor ciuruite. Aceste proteine se sintetizează în perioada de diferenţiere celulară şi se pot depozita în veziculele proteice.

Spanner (1978) consideră că proteinele-P, fiind încărcate electric negativ, au rol în electroosmoză.

La plantele angiosperme, pe o parte a vaselor liberiene se află două celule anexe, care sunt nucleate, au citoplasma densă şi conţin un număr mare de mitocondrii, ceea ce sugerează că sunt implicate în furnizarea energiei necesare pentru transport. Aceste celule au rol important în translocarea substanţelor organice, spre vasele liberiene.

Vasele liberiene constituie o cale continuă, de la extremitatea nervurilor foliare şi până în zona de extensie celulară, a rădăcinii, asigurând astfel translocarea substanţelor nutritive în toate organele, ţesuturile şi celulele plantelor.

Durata de viaţă a vaselor liberiene este, în general, scurtă şi nu depăşeşte de obicei 1–2 perioade de vegetaţie.

Porii plăcilor ciuruite îşi pot micşora lumenul, prin depunerea de caloză (β-1:3-glucan). Această substanţă este biosintetizată din

UDP-glucoză, în prezenţa enzimei β–(1-3) glucan sintetază. În timpul iernii, porii plăcilor ciuruite sunt complet obturaţi de către această substanţă. Primăvara, caloza este biodegradată în prezenţa enzimelor exo- şi endo-β - (1-3) D-glucanază, existente în citoplasma vaselor liberiene.

3.5.1. Mecanismul de transport al sevei elaborate

Pătrunderea în vasele liberiene a apei şi a substanţelor dizolvate se face pe două căi: direct prin celulele anexe, prin intermediul plasmodesmelor sau prin celulele de transfer care la unele specii sunt asociate cu ramificaţiile mici ale floemului.

Transportul glucidelor prin membranele plasmatice spre vasele liberiene se realizează cu consum de energie, prin intermediul unei pompe: zaharozo-H^+ simport *(Fig. 3.8.)*, ceea ce determină creşterea potenţialului osmotic de 1,8–2,0 ori, comparativ cu al celulelor mezofilului foliar.

Mecanismul procesului de transport al sevei elaborate prin vasele liberiene nu este precizat. Pentru explicarea acestui proces au fost elaborate mai multe ipoteze.

Ipoteza osmotică elaborată de Munch (1930) susţine că circulaţia sevei brute şi a celei elaborate formează un circuit unic prin vasele lemnoase şi liberiene.

Concentraţia substanţelor osmotic active din frunze este mai mare, ca urmare a sintezei glucidelor în procesul de fotosinteză. Această concentraţie mărită determină un aflux de apă din vasele lemnoase şi mezofilul foliar spre vasele liberiene, prin care circulă sub forma unui curent generat de gradientul de concentraţie. La diferite niveluri ale plantelor,

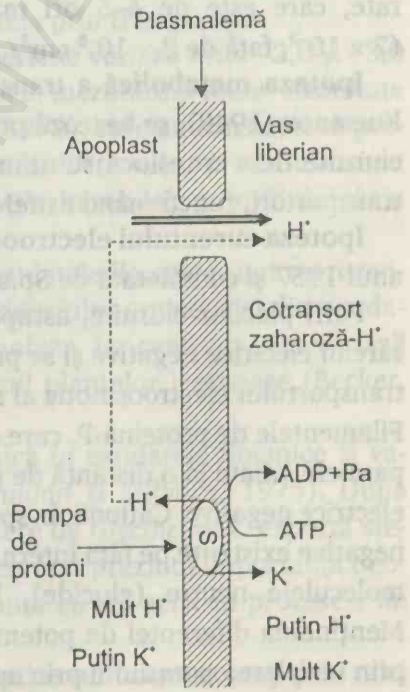


Fig. 3.8. Schema transportului glucidelor prin plasmalemă (după Malek şi Baker, 1977)

seva elaborată este transportată din vasele liberiene, prin plasmodesme, spre celulele sau organele unde are loc consumul sau depozitarea acestora. Ca urmare, concentraţia sevei elaborate scade şi sub această formă unele substanţe ajung în vasele lemnoase, prin care circulă ascendent, sub acţiunea forţei de aspiraţie generată de procesul de transpiraţie.

Această ipoteză nu explică însă influenţa unor factori ca: temperatură, hormoni etc. asupra vitezei de circulaţie a sevei elaborate.

Ipoteza difuziunii susţine că circulaţia substanţelor organice prezente în seva elaborată se face independent de circulaţia apei. Moleculele sau ionii dizolvaţi se deplasează conform legilor difuziunii, din organele asimilatoare, unde concentraţia substanţelor este mai mare, spre organele consumatoare, unde concentraţia acestora este mai mică.

Această ipoteză nu poate explica viteza de circulaţie a sevei elaborate, care este de 4–5 ori mai mare decât viteza de difuziune (7×10^{-2}, faţă de 2×10^{-6} cm^2/s).

Ipoteza metabolică a translocaţiei sevei elaborate, propusă de Kursanov (1949), se bazează pe proprietatea citoplasmei din plăcile ciuruite de a transloca substanţele organice şi minerale, fixate pe transportori, funcţionând astfel ca o pompă metabolică.

Ipoteza curentului electroosmotic a fost elaborată de Fensom în anul 1957 şi completată de Spanner (1958).

Porii plăcilor ciuruite, astupate cu proteine-P, sunt încărcaţi cu sarcini electrice negative şi se presupune că ar putea constitui cauza transportului electroosmotic al sevei elaborate, prin plăcile ciuruite. Filamentele de proteină-P, care se află în porii plăcilor ciuruite, sunt paralele, aflate la o distanţă de până la 10 nm şi încărcate cu sarcini electrice negative. Cationii, în special potasiul, sunt atraşi de sarcinile negative existente pe faţa internă a porilor. Cationii, prin frecarea de moleculele neutre (glucide), le antrenează în aceeaşi direcţie. Menţinerea diferenţei de potenţial în porii plăcilor ciuruite se face prin reciclarea potasiului prin apoplast.

Această ipoteză nu poate explica transportul anionilor, iar proteinele-P nu se găsesc în vasele liberiene ale tuturor speciilor de plante superioare.

3.5.2. Compoziţia chimică a sevei elaborate

Analiza sevei elaborate a evidenţiat că principalele componente sunt: apa, glucidele solubile, aminoacizii, acizii organici, substanţele minerale, ATP-ul, vitaminele şi hormonii. Concentraţia sevei elaborate variază între 5 şi 30 %.

Apa constituie solventul în care sunt dizolvate celelalte substanţe. Dintre acestea glucidele reprezintă peste 90 % din substanţa uscată solubilă. La multe specii singurul glucid identificat în seva elaborată a fost zaharoza. Uneori este însoţită de rafinoză, stahioză, verbascoză, manitol şi mioinozitol. Sorbitolul este cea mai importantă substanţă de natură glucidică, care este transportată prin floemul speciilor: *Malus, Pyrus, Prunus, Persica, Sorbus, Spiraea* etc.

Concentraţia în zaharoză a sevei elaborate din plantele de cartof este de 10 %, iar viteza de transport este de 49 cm/h.

Concentraţia în glucide a sevei elaborate creşte în timpul zilei, probabil, ca urmare a activităţii fotosintetice şi a diminuării conţinutului în apă, în urma eliminării acesteia prin transpiraţie.

Presiunea osmotică din vasele liberiene variază între –2,0 şi –3,0 MPa, faţă de –1,3..–1,8 MPa, în celulele mezofilului foliar. Rezultate similare au obţinut Geiger şi colab. (1973), care au constatat că presiunea osmotică din vasele liberiene din *Beta vulgaris var. altissima* este de –3,0 MPa, faţă de –0,8..–1,3 MPa, în celulele mezofilului şi ale parenchimului liberian.

Compuşii cu azot identificaţi în exudatele floemice sunt reprezentaţi de aminoacizi şi amide. Natura diferiţilor aminoacizi din exudatele floemice variază cu specia şi fenofaza, iar cantitatea lor variază între 8,8 şi 137,8 mmol/ ml, în cazul plantelor lemnoase (Becker, 1973).

Lipidele se găsesc în cantitate mică în exudatele floemice şi variază între 0,13 şi 0,54% (*Zimmermann* şi *Milburn*, 1975). După Bidluph şi Cory (1965), frunzele tinere de *Glycine max.* exportă steroli, iar cele în vârstă, zaharoză. Acest fapt prezintă importanţă deosebită, deoarece sterolii sunt substanţe cu rol activ în procesele de creştere şi dezvoltare.

Acizii organici din exudatele floemice sunt reprezentaţi prin mici cantităţi de acid citric, tartric şi oxalic. În exudatele de *Robinia pseudacacia* au fost identificaţi 13 acizi organici, a căror cantitate totală ajunge doar la câteva miligrame pe mililitru.

Determinările efectuate de Kluge şi Ziegler (1964), la 21 de specii de plante lemnoase, au evidenţiat în exudatele floemice, prezenţa ATP-ului, în concentraţii cuprinse între 96,3 şi 1 335 mg/ml.

Substanţele minerale din exudatele floemice variază cantitativ în funcţie de specie. Astfel, în cazul speciei *Ricinus communis*, exudatul floemic conţine: 2 300–4 400 mg/ml potasiu, 46–276 mg/ml sodiu, 20–92 mg/ml calciu, 109–122 mg/ml magneziu şi 29 mg/ml amoniu (Hall şi Baker, 1972).

A fost identificată, de asemenea, prezenţa în exudatele floemului a fitohormonilor, vitaminelor şi a enzimelor.

În ceea ce priveşte pH-ul sevei elaborate, s-a constatat că este uşor alcalin şi variază între 7,2 şi 8,5.

3.5.3. Sensul de transport al sevei elaborate

Transportul sevei elaborate prin vasele liberiene are loc atât acropetal, cât şi bazipetal, dar prin vase diferite. Transportul bidirecţional, simultan, printr-un singur vas liberian, a fost evidenţiat la plantele dicotiledonate ierboase, dar numai în unele faze de dezvoltare (Escrich, 1975).

Circulaţia ascendentă a sevei elaborate se evidenţiază în cazul fructelor, cât şi al calatidiului la specia *Helianthus annuus* decurge prin metafloem. Circulaţia bazipetală a sevei elaborate este cea mai frecventă şi se realizează prin floemul secundar.

Direcţia de transport a sevei elaborate se modifică pe parcursul perioadei de creştere şi dezvoltare a plantelor. Astfel, în faza de creştere a plantelor, seva elaborată este transportată cu prioritate spre organele în creştere. Spre sfârşitul perioadei de vegetaţie, transportul sevei elaborate se face în principal în direcţia frunzelor, seminţelor, bulbilor şi tuberculilor, în general spre organele de depozitare. Astfel, în cazul grâului, înainte de înflorit, asimilatele sunt dirijate prioritar spre zonele de creştere. În primele 15–20 de zile după înflorit, substanţele fotosintetizate depăşesc cerinţele de creştere a cariopselor şi se depozitează temporar în frunze şi tulpini. Ulterior, când procesul de depozitare a substanţelor în cariopse se intensifică, fotosinteza nu satisface cerinţele acestora de asimilate şi ca urmare se retranslocă o parte din substanţele depozitate temporar în frunze şi tulpini.

De la vasele liberiene, seva elaborată străbate celulele, pe cale simplasmică, pe distanţe mici, cu viteză scăzută. Acest transport se realizează pe cale activă, cu consum de energie. Aceasta se poate de-

monstra prin aplicarea de substanţe inhibitoare ale procesului de respiraţie, care blochează fosforilările oxidative mitocondriale şi în final reduce transportul substanţelor prin celulele parenchimatice.

3.5.4. Viteza de transport a sevei elaborate

Cercetările efectuate cu substanţe marcate au permis să se precizeze că viteza de deplasare a zaharozei în floemul plantei *Solanum tuberosum* este de 20–88 cm/h.

În cazul frunzelor de *Glycine*, transportul compuşilor radioactivi, prin vasele liberiene, se face cu viteza de 87–107 cm/h. La *Helianthus annuus* viteza de transport este de 30–240 cm/h, iar la *Zea mays* variază între 85 şi 660 cm/h.

Romberger ş.a. (1993) au precizat că viteza de transport a sevei elaborate la *Pinus* este de 20 cm/h, în timp ce la speciile pomicole variază între 30 şi 70 cm/h.

Viteza de transport a sevei elaborate prin tulpinile plantei de cartof este de 49 cm/h, iar rata transferului de masă este de 4,94 g/cm^2/h (Dixon şi Ball, 1922).

După Minchin şi Troughton (1980), viteza maximă de transport a sevei elaborate, prin vasele liberiene, variază între 50 şi 150 cm/ h. Aceasta este de câteva ori mai mare decât viteza de difuziune, ceea ce confirmă natura metabolică a transportului sevei elaborate. Transferul specific de masă (MTS) variază, după Moorby (1981), între 1 şi 4 g/h/cm^2 floem, iar după Canny (1975), între 0,2 şi 6,0 g/h/cm^2 floem.

Procesul de transport al sevei elaborate este influenţat de factorii interni şi cei externi. Acest proces se intensifică la lumină, prin creşterea temperaturii până la circa 30°C şi în condiţii optime de umiditate a solului şi de nutriţie minerală.

3.6. Transportul substanţelor spre organele de consum sau de depozitare

Seva elaborată din vasele liberiene pătrunde în apoplastul celulelor învecinate, prin care se deplasează spre celulele consumatoare din organele în creştere sau spre celulele de depozitare din organele de rezervă. Aceasta pătrunde în celule prin plasmodesme şi este transportată intracelular spre organitele consumatoare (mitocon-

drii) sau spre organitele de depozitare (amiloplaste, oleozomi, vezicule proteice sau vacuole).

În faza de tinereţe a plantelor, transportul sevei elaborate este dirijat prioritar spre organele în creştere. Seva elaborată este transportată prin floem, în zona de diferenţiere celulară prin protofloem şi în final prin ţesutul meristematic apical, floral sau foliar, printr-un proces de difuziune. Difuziunea, după cum subliniază Moorby (1981), este ineficientă pentru masa de celule meristematice, ceea ce determină, frecvent, limitări ale ritmului de creştere.

Începând cu faza de legare a fructelor şi de formare a organelor de depozitare, sensul de transport al sevei elaborate se modifică, evidenţiind o intensificare a transportului spre aceste organe.

Direcţia de transport a sevei elaborate variază şi în funcţie de poziţia frunzelor pe plantă. În general, frunzele de la baza plantei aprovizionează rădăcina, în timp ce frunzele din partea superioară a plantei aprovizionează lăstarii tineri, fructele şi seminţele.

Vasele liberiene ajung la toate organele de depozitare: fructe, seminţe, bulbi, tuberculi etc., dar prezintă şi unele caracteristici în funcţie de specie şi organ.

În cazul fructelor, de exemplu al tomatelor, există două căi de transport ale asimilatelor. Transportul prin celulele parenchimului de depozitare are loc pe cale simplasmică, în timp ce transportul spre seminţe se realizează pe cale apoplasmică (Ruan şi Patrick, 1995). În fazele mai avansate de maturitate transportul zaharozei poate deveni apoplasmic. Transportul în apoplast se face cu participarea unui transportor specific, invertaza acidă determină hidroliza zaharozei, iar hexozele sunt transportate în simplast cu ajutorul unui hexozo transportor.

Transportul asimilatelor din vasele liberiene în celulele parenchimului din tuberculii de *Solanum tuberosum* se face pe cale simplasmică, prin plasmodesme. Aceasta se datoreşte numărului mare de plasmodesme, numărului mic de transportori proteici din plasmalemă, precum şi faptului că floemul este înconjurat de endodermă, care prezintă îngroşările lui Caspary ce împiedică transportul pe cale apoplasmică.

Zaharoza este hidrolizată în prezenţa invertazei, fructoza este izomerizată la glucoză, iar aceasta este utilizată pentru biosinteza amidonului, proces ce se desfăşoară în amiloplaste. Sinteza amidonului determină scăderea concentraţiei glucidelor reducătoare din celulele

parenchimului de depozitare, ceea ce stimulează difuzia acestor substanţe din vasele liberiene.

Cantitatea de asimilate care se depozitează în tuberculii de *Solanum* este limitată de factorii mediului înconjurător. Din această cauză în unii ani tuberculii pot fi supradimensionaţi, iar în alţi ani sub calibrul standardizat.

Se apreciază că rata transferului de masă (viteza de transport × concentraţia) la plantele de *Solanum tuberosum* este de 4,94 g/cm^2/h.

La cereale, transportul sevei elaborate prin vasele liberiene are loc numai până la baza cariopselor. În această zonă se află celulele de transfer, de dimensiuni mari şi cu vacuole ce ocupă cea mai mare parte din celule. Acest ţesut face legătura între rahis, gluma inferioară şi axul spiculeţului, pe de o parte, şi între axul spiculeţului, paleele inferioare şi superioare şi seminţe, pe de altă parte. Transportul substanţelor prin aceste celule se realizează pe cale simplasmică, printr-un proces de difuziune. Acumularea substanţelor de rezervă în celulele endospermului este determinată, în principal, de capacitatea seminţelor de a sintetiza amidonul, ceea ce generează diferenţa de concentraţie ce stă la baza procesului de difuziune.

Mărimea cariopselor este asemănătoare datorită existenţei unui mecanism, care limitează acumularea substanţelor de rezervă. Astfel, la *Oryza*, poziţia paleelor limitează creşterea cariopselor.

La *Zea mays*, acumularea substanţelor de rezervă în scutelum determină creşterea dimensiunilor acestuia. Ca urmare, exercită o presiune asupra celulelor de transfer, pe care le turtesc, blocând transportul asimilatelor spre cariopse.

La *Pisum sativum*, translocarea substanţelor de rezervă se face prin vasele liberiene şi apoi prin fasciculele placentare ale păstăii, care sunt conectate cu fasciculul conducător din funicul şi chalază (Pate ş.a., 1974). Nu există o conectare vasculară între embrion şi tegumentul seminal, astfel că embrionul absoarbe substanţele nutritive eliberate de celulele vii ale tegumentului. S-a observat totuşi prezenţa unui ţesut de transfer, între epiderma exterioară şi embrion (Gunning şi Pate, 1974). Tegumentul format din numeroase celule, cu pereţii subţiri, poate servi ca ţesut de transfer al substanţelor nutritive din chalază, spre embrion.

3.7. Retranslocarea substanţelor în plante

Redistribuirea substanţelor din plante se poate face pe tot parcursul vieţii acestora, dar prezintă două maximumuri: unul în timpul depozitării asimilatelor şi al doilea în faza de senescenţă.

Remobilizarea substanţelor minerale este selectivă. În timpul depozitării asimilatelor s-a pus în evidenţă retranslocarea glucidelor şi a fosforului anorganic din frunze şi tulpini, în seminţe şi, de asemenea, o mare parte din azotul din frunze este translocat în organele de depozitare (Williams, 1948).

S-a precizat că aproximativ 20 % din fotosintetizantele depozitate în cariopsele de *Zea mays* sunt retranslocate din organele aeriene şi numai 80 % provin direct din fotosinteză.

Batten ş.a. (1986) au precizat că în cazul plantelor de *Triticum*, aproximativ 90 % din fosforul din organele vegetative este retranslocat în cariopse, iar Van Stanford şi Macknow (1987) au constatat că azotul din plantele aceleiaşi specii este remobilizat în proporţie de 51–91 %. S-a constatat că are loc şi remobilizarea cuprului şi zincului, dar nu a putut fi pusă în evidenţă remobilizarea magneziului şi calciului.

Hocking şi Pate (1978) au precizat că în perioada de creştere a seminţelor se translocă din foliolele de *Lupinus albus* 73 % din azot, potasiu şi fosfor şi 57 % din magneziu. În mod surprinzător s-a constatat şi translocarea a 50 % din mangan, 45 % zinc, 43 % din cupru şi 25 % din fier.

Cantitatea de calciu (18 %) şi de sodiu (4 %) translocată din frunze în seminţe a fost relativ redusă.

În general, ionii de calciu sunt translocaţi cu mai multă dificultate, ceea ce determină apariţia unor dereglări fiziologice, aşa cum este putrezirea zonei pistilare (*blossom end rot*), la *Lycopersicon esculentum*.

Determinările efectuate de Linck (1955) privind retranslocarea fosforului marcat (^{32}P), în *Pisum sativum*, au evidenţiat că din frunzele bazale retranslocarea s-a făcut spre rădăcini, iar din cele din partea superioară, spre apex şi pistil.

În perioada ce precede abscisia frunzelor, la plantele perene are loc hidroliza unor poliglucide şi proteine, la glucide solubile, respectiv la aminoacizi. Aceste substanţe, împreună cu ionii mobili din frunze (azot, fosfor, potasiu şi magneziu), sunt retranslocaţi în organele perene (Marschner,1983).

Sebaneck (1992) clasifică ionii, în funcţie de mobilitatea lor, în modul următor:

- mobili: sodiul, potasiul, fosforul, clorul şi sulful;
- parţiali mobili: zincul, cuprul, manganul, fierul, molibdenul şi borul;
- imobili: magneziul, calciul şi bariul.

Retranslocarea substanţelor minerale are loc şi în cazul carenţelor de nutriţie. Elementele minerale mobile sunt retranslocate spre organele în creştere, unde sunt deficitare. Din această cauză, simptomele de carenţă în elemente minerale imobile se manifestă în frunzele tinere, iar la cele mobile, în frunzele bazale, mai bătrâne.

3.8. Transportul substanţelor gazoase prin ţesuturile plantelor

Plantele au un sistem de spaţii interconectate, care străbat toate organele şi ţesuturile, prin care se realizează schimbul de gaze dintre celule şi mediul înconjurător.

Aceste spaţii se formează pe cale schizogenă, prin separarea celulelor în lungul lamelei mediane, care se biodegradează enzimatic sub acţiunea enzimelor pectice, pe cale lisigenă prin autoliza conţinutului celular şi a pereţilor, sau pe cale rexigenă prin ruperea celulelor, datorită întinderii din timpul procesului de creştere. Există şi ţesuturi specializate, aerenchimuri, aşa cum este ţesutul lacunar din frunze.

Volumul spaţiilor cu aer din ţesuturile nespecializate este de circa 10 %.

Calea de transport a substanţelor gazoase prin plante este alcătuită din stomate, lenticele şi spaţii intercelulare.

Oxigenul atmosferic poate penetra în frunze şi prin cuticulă, iar transportul acestuia se desfăşoară conform legii lui Fick: masa de gaz transportată fiind proporţională cu suprafaţa prin care se realizează transportul, cu timpul, cu coeficientul de difuzie şi cu gradientul de concentraţie a moleculelor.

Schimbul de gaze dintre plante şi mediu se realizează în principal prin stomate şi lenticele, fiind influenţat de numărul acestora şi de gradul lor de deschidere.

În cazul frunzelor hipostomatice, schimbul de gaze este stimulat de comunicarea directă dintre stomate şi ţesutul lacunar.

Tulpinile subterane sunt prevăzute cu lenticele. Acestea au o deschidere mai mare ca a stomatelor, iar spaţiul intern comunică cu

exteriorul prin mai mulţi pori (Romberger şi colab., 1993). Lenticelele nu au un sistem de închidere, dar în cazul tuberculilor maturi de *Solanum tuberosum*, sub lenticele se formează un strat de suber, care determină închiderea acestora (Burton, 1982).

În cazul rădăcinilor schimbul de gaze cu atmosfera are loc din rizosferă, iar în cazul solurilor cu aeraţie deficitară, o parte din oxigenul necesar rădăcinii provine din atmosferă, fiind transportat prin spaţiile intercelulare ale tulpinii. În aceste condiţii a fost identificat şi transportul oxigenului de la rădăcini către rizosferă (Armstrong, 1982).

Transportul oxigenului din atmosfera ambiantă, prin spaţiile lacunare din tulpină, spre rădăcini, are loc frecvent în plantele mezofite (Romberger şi colab., 1993).

În zona celulelor corticale din rădăcinile plantelor de *Oryza sativa* se formează aerenchimuri, indiferent dacă plantele sunt cultivate în soluri aerate sau neaerate. În rădăcinile de *Zea mays* provenite din soluri aerate necorespunzător s-a constatat că lipsa oxigenului determină biosinteza etilenei, care induce colapsarea unor celule corticale şi formarea de aerenchimuri (Webb şi Jackson, 1986).

În general, schimbul de gaze dintre plante şi mediu este dependent de gradul de deschidere a stomatelor, de permeabilitatea ţesuturilor exterioare şi de porozitatea celor interioare.

Pentru aprecierea schimbului de gaze dintre plante şi mediul înconjurător, s-au introdus noţiunile de rezistenţă a stomatelor şi conductivitatea stomatelor.

Rezistenţa stomatelor reprezintă forţa cu care se opun stomatele la difuzia gazelor sau a vaporilor de apă, iar conductivitatea este inversul rezistenţei.

Porozitatea reprezintă raportul dintre volumul spaţiilor libere intercelulare şi volumul total al organului. Cu cât porozitatea ţesuturilor este mai mare, cu atât se face mai uşor schimbul de gaze dintre plante şi mediu.

Schimbul de gaze cu mediul şi transportul acestora prin spaţiile lacunare interne are loc prin difuzie. Difuzia oxigenului prin ţesuturile fotosintetizante ale plantelor se datoreşte diferenţei de presiune dintre ţesuturile interne şi mediul înconjurător, ceea ce determină un flux continuu de oxigen din atmosferă spre celule.

Difuzia dioxidului de carbon urmează o cale inversă. Procesul de fotosinteză este un mare consumator de dioxid de carbon. Diferenţa dintre presiunea dioxidului de carbon din celule şi spaţiile intercelu-

Tabelul 3.2. **Compoziţia atmosferei interne la opt specii de legume păstrate la temperatura de 18°C** (după Henze şi Hunter,1980)

Specia	Oxigen, %	Dioxid de carbon, %
Daucus carota	5,8	6,5
Solanum melongena	18,0	3,0
Cucurbita maxima	14,4	3,5
Apium graveolens	19,1	1,3
Solanum tuberosum	9,4	0,4
Cucumis melo	12,6	5,8
Brassica oleracea var. gongyloides	18,1	2,4
Beta vulgaris var. *canditiva*	16,9	1,9

lare faţă de cea din mediul ambiant determină un flux permanent spre interior. Transportul dioxidului de carbon prin citoplasmă se face în stare dizolvată, sub formă de bicarbonat (HCO_3^-) care se află în echilibru cu CO_2-ul. Hidratarea dioxidului de carbon este catalizată de carboanhidrază, conform reacţiei:

$$CO_2 + H_2O \longrightarrow H^+ + HCO_3^-.$$

Bicarbonatul rezultat este transportat prin citoplasmă de curenţii citoplasmatici, până la cloroplaste în care pătrunde cu ajutorul unui transportor încă neidentificat (Volokita ş.a., 1981). Carboanhidraza este enzima care determină şi descompunerea bicarbonatului în cloroplaste şi eliberarea dioxidului de carbon. În felul acesta, carboanhidraza asigură echilibrul dintre CO_2 şi HCO_3^-, facilitând difuzia dioxidului de carbon (Badger şi Price, 1994). În acelaşi timp, carboanhidraza catalizează reacţia de formare a bicarbonatului în plantele cu tipul fotosintetic C_4, în vederea fixării de către fosfoenolpiruvat (Badger şi Price, 1994).

Ţesuturile neasimilatoare generează dioxid de carbon în procesul de respiraţie, ceea ce determină ca sensul de transport să fie dinspre ţesuturi, spre mediul înconjurător.

Coeficientul de difuzie a dioxidului de carbon în apă este scăzut şi anume este de 10 000 mai mic comparativ cu aerul. Rezistenţa ţesuturilor la difuzia gazelor determină modificarea compoziţiei gazoase din interiorul ţesuturilor, aşa după cum rezultă din datele prezentate în *tabelul 3.2.*

Simultan cu transportul dioxidului de carbon şi al oxigenului prin ţesuturile plantelor, are loc şi transportul altor componente gazoase, care se elimină apoi prin stomate. Pe această cale sunt transportate şi eliminate în mediul înconjurător etilena şi substanţele volatile care conferă mirosul caracteristic diferitelor specii de legume şi fructe (vezi cap. 11). Prin stomate se elimină compuşi volatili cu sulf sau amoniu. Harper ş.a. (1987) au constatat că plantele de grâu elimină în faza de senescenţă aproximativ 7 kg N/ha.

BIBLIOGRAFIE

Abel, G.H. şi *Machenzie, A.J.* – Crop Sci. 1964, 4, 157–161.

Amin, M. – J. Biol. Physics. 1982, 10, 103–109.

Armstrong, W. – în Environment and Plant. Ecology. Wiley edit. New York. 1964.

Badger, M.R. şi *Price, G.D.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1994, 45, 369–392.

Bauma, T.J. ş.a. – J. Exp. Bot. 1995, 46, 1185–1194.

Baur, P.S. şi *Walkinshaw, C.H.* – Can. J. Bot. 1974, 52, 615–620.

Becker, D. – Beitrage zur Kenntoris der Bichemischen Leistung Pflanzlicher Assimilatleibahnen. Dis. Techn. Univ. München, 1973.

Biddulph, O. şi *Cory, R.* – Plant. Physiol. 1965, 32, 608–619.

Bowling, D.J.F. – în Ion Transport in Plants. Londra, New York, 1973.

Burton, W.G. – Postharvest Physiology of Food Crops. Londra, New York, 1982.

Bush, D. – Plant. Physiol. 1990, 93, 1590–1596.

Canny, M.J. – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 1, Zimmermann şi Milburn edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1975.

Canny, M.J. – Phloem Translocation. Londra, 1975.

Clarkson, D.T. – Ion Transport and Cell Structure in Plants. Londra, 1974.

Clowes, F.A.L. şi *Juniper, B.E.* – Plant. Cells. Oxford, 1968.

Cram, W.J. şi *Pitman, M.G.* – Austr. J. Biol. Sci. 1972, 25, 1125–1132.

Curtis, O.F. – The Translocation of Solutes in Plants. New York, Londra, 1935.

Doll, S. ş.a. – Planta, 1979, 144, 407–533.

Doman, D.C. şi *Geiger, D.R.* – Plant. Physiol. 1979, 64, 528–533.

Dudel, G. şi *Kohl, G.* – Arch. Acker-Pflanzenbau Bodenkd. 1974, 18, 233–242.

Edelman, J. şi *Jefford, T.G.* – New Phytologist, 1968, 67, 528–533.

*Enstone, D.E.*şi *Peterson, C.A.* – Canad. J. Bot. 1992, 70, 1502–1512.

Eschrich, W. – Z. Botan. 1961, 49, 153–218.

Eschrich, W. – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 1. Zimmermann şi Milburn edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1975.

Eseau, K. – în Hanbuch der Pflanzenanatomie, vol. 5. Zimmermann, Ozenda şi Wulff edit. Berlin, 1969.

Eseau, K. şi *Cheadle, V.I.* – Proc. Natl. Acad. Sci. U.S. 1959, 45, 156–162.

Evert, R.F. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1977, 28, 199–222.

Fahn, A. – Plant. Anatomy. Oxford, 1995.

Faust, M. – Physiology of Temperate Zone Fruit Trees. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, 1989.

Fenson, D.S. – Can. J. Bot. 1957, 35, 573–582.

Fineran, B.A. – Protoplasma. 1971, 72, 1–18.

Flugge, U.I. şi *Benz, R.* – FEBS Letters. 1984, 169, 85–89.

Geiger, D.R. ş.a. – Plant. Physiol. 1972, 11, 25–28.

Gianquinta, R.F. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1983, 34, 347–384.

Greenidge, K.N.H. – Am. J. Bot. 1925, 39, 570–574.

Gunning, B.E. şi *Pate, J.S.* – în Dynamic Aspects of Plant. Ultrastructure. Robards edit. Londra, 1974.

Hall, S.M. şi *Baker, D.A.* – Planta, 1972, 106, 131–140.

Haupt, W. şi *Feinlein, M.E.* – Encycl. Plant. Physiol, vol. 7, Berlin, Heidelberg, New York, 1979.

Heldt, H.W. – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 3. Stocking şi Heler edit. Berlin, Heidelberg, New York. 1976.

Hooking, P.J. şi *Pate, J.S.* – Aust. J. Res. 1978, 29, 267–280.

Huber, S.C. şi *Huber, J.L.A.* – Plant. Physiol. 1992, 99, 1275–1278.

Hulme, A.C. – The Biochemistry of the Fruits and Their Products. Londra, New York, 1970.

Kluge, M. şi *Ziegler, H.* – Planta. 1964, 61, 167–177.

Krichbaum, R. ş.a. – Ber. Deut. Botan. Ges. 1967, 80, 167–176.

Laloi, M. ş.a. – Plant. Physiol. Biochem. 1993, 31, 731–741.

Lange, O.L. ş.a. – Encycl. Plant. Physiol, vol. 12 B, Berlin, Heidelberg, New York, 1982.

Lauchli, A. ş.a. – Plant. Physiol. 1971, 48, 118–124.

Lauchli, A. – Planta. 1974, 119, 85–99.

BCU CLUJ CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Lee, K.W. ş.a. – Plant. Physiol. 1966, 19, 919–924.

Li, Z. ş.a. – Biochem. Biophys. Acta. 1992, 1103, 259–266.

Linck, A.J. – Studies on the Distribution of Phosphorus in *Pisum sativum* in Relation to Fruit Development. Ph. D. Dissertation. Ohio State Univ. Columbus, 1955.

Lupton, F.G.H. – Ann. Appl. Biol. 1969, 64, 363–374.

Luttge, U. ş.a. – Biochim. Biophys. Acta. 1968, 150, 452–459.

Mac Robbie, E.A.C. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1971, 22, 75–96.

Mc Bride, D.L. şi *Cole, K.* – Phycologia. 1972, 11, 181–191.

Malek, F. şi *Baker, D.A.* – Planta (Berl.) 1977, 121, 97–118.

Matile, Ph. şi *Wiemken, A.* – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 3. Stocking şi Hober edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

Melarango, J.E. şi *Walsh, M.A.* – Amer. J. Bot. 1976, 63, 1145–1157.

Millred, A. şi *Spencer, D.* – Austr. J. Pl. Physiol. 1974, 1, 331–341.

Minchin, P.E.H. şi *Tronghton, J.H.* – Plant. Physiol. 1980, 31, 191–215.

Mitchell, P. – Nature, 1961, 191, 144–148.

Molz, F.I. – Amer. J. Bot. 1926, 411, 84–96.

Moorby, J. – Transport Systems in Plants. Londra, New York, 1991.

Moore, A.M. ş.a. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1994, 45, 545–575.

Munch, E. – Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena, 1930.

Pate, J.S. şi *Guning, B.E.S.* – Protoplasma. 1969, 68, 135–156.

Pate, J.S. şi *Guning, B.E.S.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1972, 23, 169–173.

Pate, J.S. ş.a. – Planta (Berlin), 1974, 120, 229–243.

Pate, J.S. ş.a. – Planta. 1975, 122, 11–26.

Pate, J.S. – Plant. Physiol. 1979, 63, 730–738.

Peel, A.J. – în Encycl. Plant. Physiol, vol.1 Zimmermann şi Milburn edit, Berlin, Heidelberg, New York, 1975.

Pfaff, E. ş.a. – Eur. J. Biochem. 1969, 5, 222–232.

Pitman, M.G. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1977, 28, 71–88.

Rains, D.W. – Plant. Physiol. 1968, 43, 394–400.

Ramsey, R.R. şi *Tubbs, P.K.* – F.E.B.S. Lett. 1975, 54, 21–25.

Robson, A.D. şi *Pitman, M.G.* – în Encycl. Plant. Physiol. Lauchli şi Bieleski edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1983.

Romberger, J.A. ş.a. – Plant. Structure:Function and Development. Berlin, Heidelberg, New York. 1993.

Ruan, Y.L. şi *Patrick, J.W.* – Planta, 1995, 86, 932.

Sabris, D.D. şi *Hart, J.W.* – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 14 A. Boutler şi Parthier edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1982.

Sebaneck, J., – Plant. Physiol. Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo, 1992.

Smith, F.A. şi *Robinson, J.B.* – Austr. J. Biol. 1971, 24, 861–871.

Spanner, D.C. – J.Exp. Bot. 1958, 9, 332–342.

Stocking, C.R. şi *Heber, U.* – Encycl. Plant. Physiol, vol. 3. Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

Sutcliffe, J.F. – Mineral Salts Absorbtion in plants. Oxford, 1962.

Taiz, L. şi *Zeiger, E.* – Plant. Physiol., Redwood City, California, 1991.

Tal, M. şi *Inber, D.* – Plant. Physiol. 1971, 47, 849–850.

Tanton, T.W. şi *Crowdy, S.H.* – J. Exptl. Bot. 1972, 23, 619–625.

Taylor, F.H. – Vermont Agr. Exptl. Stat. Bull 1956, 587, 1–39.

Tiffin, L.O. – Plant. Physiol. 1970, 45, 280–283.

Turgeon, R. – Planta. 1984, 161, 120–128.

Tyree, M.T. – J. Exp. Bot. 1960, 20, 341–349.

Tyree, M.T. – J. Theoret. Biol. 1970, 26, 181–214.

Tyree, M.T. – J. Exp. Bot. 1973, 24, 33–37.

Ulrich, R. – La vie des Fruits. Paris, 1952.

Van Bell, A.J.E. şi *Gamalei, Y.V.* – în Recent Advances in Phloem Transport and Assimilate Compartmentation. Bonnemain, Delrot, Lucas şi Dainty edit. Nantes, 1991.

Van Bel, A.J.E. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1993, 44, 253–281.

Walker, D.A. – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 3 Stocking şi Heber edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1975.

Walker, A.J. ş.a. – Ann. Bot. 1978, 42, 901–909.

Wallace, W. şi *Pate, J.S.* – Ann. Bot. 1967, 31, 228–231.

Weatherley, P.E. – în The Water Relations of Plants. Rutter şi Whithead edit. Oxford, 1963.

Webb, J. şi *Jackson, M.B.* – J. Exp. Bot. 1986, 37, 832–841.

Wilkins, M.B. – Advanced Plant. Physiology. Essex, 1985.

Williams, R.F. – Austr. Sci. Res. 1948, 1, 333–361.

Wooding, F.B.P. – Planta, 1969, 84, 235–238.

Wordlaw, I.F. – Aust. J. Plant. Physiol. 1976, 3, 377–387.

Zahur, M.S. – Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. Mem. 1959, 358.

Zee, S.Y. şi *O'Brien, T.P.* – Austr. J. Biol. Sci. 1971, 24, 35–49.

Ziegler, H. ş.a. – Protoplasma. 1963, 56, 362–370.

Zimmermann, M. şi *Stendle, E.* – Austr. J. Plant. Physiol. 1975, 2, 1–12.

Zimmermann, M.H. şi *Milburn, J.A.* – Encycl. Plant. Physiol, vol. 1, Berlin, Heidelberg, New York, 1975.

Zimmermann, M.H. ş.a. – Bot. Acta. 1994, 107, 218–229.

BCU IAŞI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Capitolul 4
Eliminarea substanţelor din plante

Apa şi substanţele minerale efectuează un circuit permanent în natură, în care plantele reprezintă o mică secvenţă. Plantele absorb apa şi substanţele minerale din sol, pe care apoi le recedează treptat pe parcursul vieţii şi în totalitate la moartea lor.

Alături de apă şi de substanţele minerale, plantele elimină şi unii compuşi organici. Eliminarea acestor substanţe se realizează prin transpiraţie şi gutaţie, în cazul apei, şi prin gutaţie şi secreţie, în cazul substanţelor minerale şi organice.

4.1. Eliminarea apei din plante

Principalele procese prin care se realizează eliminarea apei din plante sunt transpiraţia şi gutaţia.

4.1.1. Procesul de transpiraţie

Eliminarea apei din plante, sub formă de vapori, constituie procesul de transpiraţie care este caracteristic pentru toate plantele terestre şi se realizează cu intensitate diferită, prin toate organele plantelor, cu excepţia rădăcinilor.

Cantitatea de apă eliminată de plante este imensă. Astfel, o plantă de *Zea mays* absoarbe în timpul sezonului de vegetaţie circa 250 litri de apă, din care se elimină prin transpiraţie circa 98 %. Eliminarea apei din plante este absolut necesară, deoarece asigură: ascensiunea sevei brute prin vasele lemnoase; evitarea suprasaturării celulelor cu apă; evitarea supraîncălzirii plantelor (vaporizarea a 1 g apă este însoţită de absorbţia a 2,2 kJ energie).

Din aceste considerente transpiraţia este considerată ca un rău necesar plantelor.

Transpiraţia se realizează prin: stomate şi lenticele, dar şi prin învelişurile externe: cuticulă, suber etc.

Stomatele au o distribuţie variată pe suprafaţa frunzelor, în funcţie de specie. Din acest punct de vedere, se deosebesc frunze cu stomate pe faţa superioară, numite *epistomatice*, pe faţa inferioară, numite *hipostomatice*, şi pe ambele feţe – *amfistomatice*. Circa 71 % din speciile lemnoase sunt hipostomatice, iar cele cultivate sunt aproape în totalitate amfistomatice.

Numărul de stomate pe unitatea de suprafaţă foliară variază cu specia *(Tabelul 4.1.)*, în general este mai mic la frunzele bazale şi mai mare la cele apicale.

Tabelul 4.1. **Numărul de stomate pe unitatea de suprafaţă foliară (mm^2)** (După Sestak, 1985 şi Luttge ş.a. , 1992)

Specia	Faţa superioară	Faţa inferioară
Acer montanum	0	860
Brassica rapa	376	72
Brassica oleracea	141	226
Cerasus vulgaris	0	249
Fagus sylvatica	0	340
Ficus elastica	0	270
Helianthus annuus	207	250
Juglans regia	0	460
Lycopersicon esculentum	12	130
Malus domestica	0	300
Medicago sativa	170	140
Olea europaea	0	550
Phaseolus vulgaris	35	250
Pisum sativum	100	220
Persica vulgaris	0	225
Quercus spp.	20	115
Solanum tuberosum	50	160
Syringa vulgaris	0	160
Triticum aestivum	33	14
Zea mays	52	68

În ceea ce priveşte dimensiunile stomatelor, acestea variază cu specia, cu poziţia frunzelor pe plantă şi cu poziţia stomatelor pe frunze. Astfel, dimensiunile stomatelor de pe faţa inferioară a frunzelor sunt mai mari decât cele de pe faţa superioară, precum şi a celor de pe frunzele inferioare comparativ cu cele superioare.

Stomatele reprezintă principala cale de eliminare a apei din plante. Ele sunt alcătuite din două celule stomatice care delimitează un orificiu numit ostiolă şi din celule anexe *(Fig.4.1.)*.

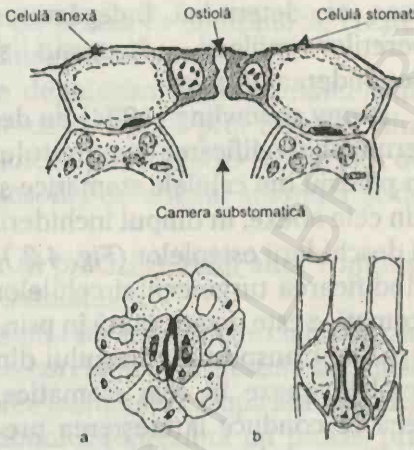


Fig. 4.1. Structura stomatei şi stomate de tip amarilidaceu (a) şi gramineu (b)

Celulele stomatice mature nu au plasmodesme funcţionale (Carr, 1976) şi capacitate fotosintetică. Enzimele ciclului Calvin sunt parţial inactive, iar enzima ribulozo-1,5-difosfat carboxilază a fost determinată doar sub formă de urme. Din aceste considerente necesarul de glucide este furnizat de celulele mezofilului (Mohr şi Schopfer, 1995). S-a constatat, de asemenea, că microfilamentele de actină din celulele stomatice sunt dispuse radiar şi se consideră că au rol în închiderea şi deschiderea stomatelor (Kim ş.a., 1995).

Celulele stomatice de tip mnium, amarilidaceu şi heleboroideu au reniformă şi sunt răspândite la cele mai multe specii de plante. Cele de tip gramineu au forma unor haltere şi sunt răspândite la plantele graminee.

Pereţii celulelor stomatice prezintă îngroşări în zona ce delimitează ostiolele, în cazul celor de tip amarilidaceu şi în zona de mijloc, la cele de tip gramineu.

Mecanismul de funcţionare a stomatelor se bazează pe îngroşarea neuniformă a pereţilor celulari şi modificarea turgescenţei prin funcţionarea pompelor de ioni. Prin creşterea turgescenţei se determină bombarea pereţilor subţiri şi elastici ai celulelor stomatice. La stomatele de tip amarilidaceu aceştia atrag şi peretele intern, îngroşat, determinând deschiderea osteolei. În cazul stomatelor de tip gramineu are loc dilatarea celor două extremităţi,

ceea ce determină îndepărtarea pereţilor mijlocii îngroşaţi şi deschiderea osteolei.

Penny şi Bowling (1974) au determinat modificarea conţinutului în potasiu din celulele stomatice şi din cele anexe, în timpul închiderii şi deschiderii osteolelor *(Fig. 4.2.)*. Modificarea turgescenţei celulelor stomatice este determinată în principal de transportul potasiului din celulele anexe în cele stomatice, ceea ce conduce la creşterea presiunii osmotice şi absorbţia apei din celulele anexe. Ward ş.a. (1995) au precizat că vacuola reprezintă peste 90 % din volumul celulelor stomatice şi în timpul închiderii stomatelor peste 90 % din anionii şi potasiul din vacuolă sunt transportaţi în celulele anexe.

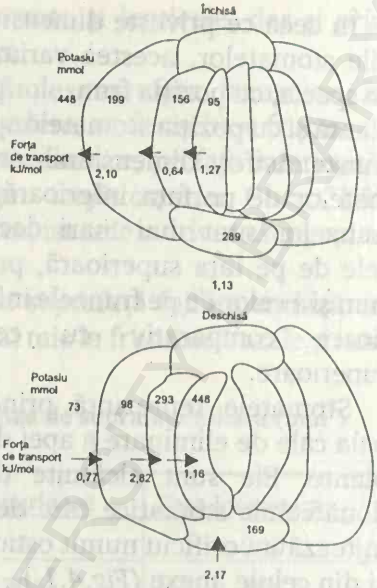


Fig. 4.2. Activitatea potasiului şi forţa necesară pentru transportul acestuia în stomatele speciei *Commelina communis*

Fischer (1968) a constatat că pentru deschiderea cu 7 mm a stomatelor de *Vicia* sp., concentraţia celulelor stomatice în potasiu creşte la 300 mol /m^3, iar presiunea osmotică ajunge la 12 bari. Humble şi Rasche (1971), efectuând măsurători la *Vicia faba,* au constatat că potenţialul osmotic din celulele stomatice închise este –1,9 MPa, iar la cele deschise –3,5 MPa. Închiderea stomatelor se realizează la un potenţial hidric de –1,0 MPa la *Medicago sativa*, –1,2 MPa la *Glycine max.* şi –1,1.. –2,5 MPa la *Triticum*. Creşterea potenţialului osmotic în celulele stomatice, deschiderea acestora se poate realiza şi cu participarea clorului sau a sodiului.

Raschke şi Humble (1973) consideră că transportul potasiului din celulele anexe în cele stomatice se realizează cu participarea pompei de $K^+ - H^+$- antiport, fapt dovedit de scăderea pH-ului apoplasmic, în timpul deschiderii stomatelor. În prezent se consideră că deschiderea stomatelor poate fi o consecinţă a hiperpolarizării membranei (peste –100 mV), proces ce induce deschiderea canalului de K^+ acţionat voltaic. Pătrunderea potasiului în celulele stomatice pe baza potenţialului electrochimic şi creşterea potenţialului osmotic are drept

consecinţă pătrunderea apei printr-un proces de endosmoză, creşterea presiunii de turgescenţă şi deschiderea stomatelor.

Închiderea este determinată de depolarizarea membranei (sub – 40 mV), ceea ce induce deschiderea canalului prin care potasiul este transportat pasiv spre celulele anexe. Acest proces este însoţit de creşterea conţinutului de calciu citosolic, de efluxul anionilor şi de creşterea pH-ului citosolic.

Numeroase cercetări au urmărit să precizeze rolul altor compuşi chimici, în procesul de închidere a stomatelor.

Rolul amidonului în acest proces nu este suficient de clar. Mouravief (1972) consideră că nu există o corelaţie corespunzătoare între degradarea amidonului şi deschiderea stomatelor. După Mansfield şi Jones (1971), biodegradarea amidonului reprezintă un proces primar pentru transportul potasiului, constituind sursa de energie pentru procesul respectiv.

Dioxidul de carbon în concentraţie mare determină închiderea stomatelor. În timpul serii, când cantitatea de dioxid de carbon utilizat în procesul de fotosinteză scade, iar cea produsă în respiraţie creşte, are loc fixarea acestui component gazos de către acizii organici. Valoarea pH-ului scade, iar hexozele sunt polimerizate în amidon. Cercetările efectuate de Allaway (1973) contrazic însă această opinie.

Situsul de percepţie a dioxidului de carbon este situat pe faţa internă a stomatelor. Nu se cunoaşte mecanismul prin care dioxidul de carbon determină închiderea şi deschiderea stomatelor, dar se presupune că auxina, citochininele şi acidul abscisic mediază, probabil, răspunsul la dioxid de carbon (Mansfield şi colab., 1990).

Acidul abscisic determină închiderea rapidă a stomatelor. Conţinutul în acid abscisic din celulele stomatice reprezintă 0,15 % din cantitatea existentă în celulele parenchimului foliar al frunzelor aprovizionate normal cu apă (Harris şi colab., 1988). În condiţiile stresului hidric, conţinutul în acid abscisic al celulelor stomatice creşte de 100 de ori. Salisbury şi Ross (1991) au precizat că diminuarea conţinutului în apă al celulelor cu 10 % conduce la creşterea conţinutului în acid abscisic al celulelor stomatice de 20 de ori. Glinka şi Rinhold (1971) consideră că acidul abscisic măreşte permeabilitatea membranelor plasmatice, sporind efluxul potasiului din celulele stomatice. Schroeder şi Hagiwara (1990) au constatat că acidul abscisic determină deschiderea canalelor pentru calciu în 2 secunde, iar MacRobbie (1994) a constatat şi eliberarea calciului din

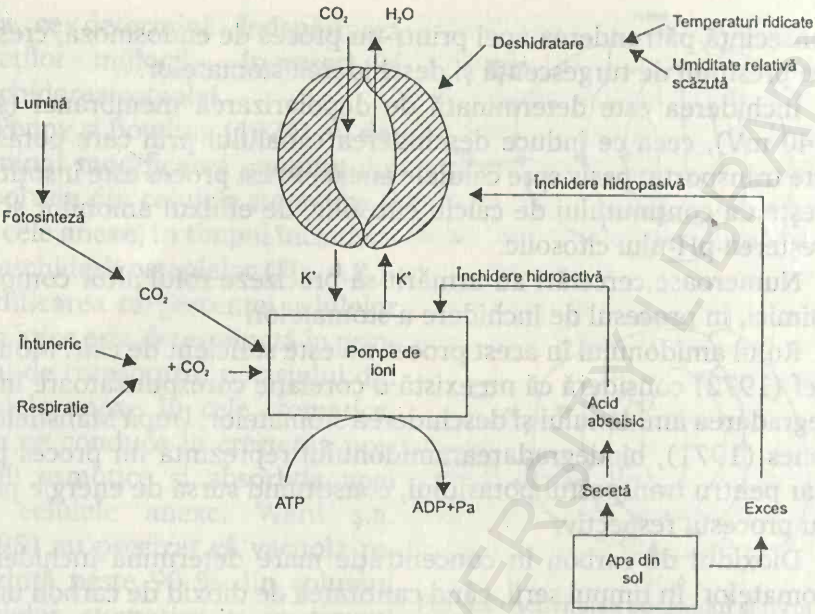


Fig. 4.3. Schema mecanismului de închidere şi deschidere a stomatelor

organitele celulare, ceea ce determină creşterea conţinutului de calciu citoplasmatic. Conţinutul ridicat de calciu citoplasmatic determină depolarizarea membranelor plasmatice (Ishikawa ş.a., 1983), ceea ce are drept urmare deschiderea canalelor pentru potasiu şi anioni, pierderea turgescenţei şi închiderea stomatelor.

Ziegler şi colab. (1987) consideră că deschiderea stomatelor poate fi indusă şi de citochinine.

Pigmentul flavoproteic care recepţionează radiaţiile albastre determină depolarizarea de scurtă durată a membranelor plasmatice (2-3 minute), corelat cu deschiderea canalelor pentru potasiu sau cu activarea pompei $K^+ - H^+$, ceea ce determină închiderea stomatelor.

Închiderea şi deschiderea stomatelor sunt reglate prin intermediul unor procese *feedback*, determinate de conţinutul în apă al celulelor şi de concentraţia dioxidului de carbon din spaţiile intercelulare ale frunzelor *(Fig. 4.3.)*.

Diminuarea conţinutului în apă al celulelor stomatice, cauzată de intensificarea transpiraţiei în zilele toride de vară, conduce la scăderea turgescenţei acestora şi ca urmare la închiderea pasivă a stomatelor.

Lipsa apei din sol are efect stresant asupra rădăcinilor plantelor, în care se biosintetizează acid abscisic. Acesta este transportat spre frunze, unde produce o reacţie *feedback*, prin care se inhibă transportul ionilor în celulele stomatice sau se determină creşterea permeabilităţii membranelor plasmatice, favorizând ieşirea ionilor din celulele stomatice. Ca urmare se produce închiderea hidroactivă a stomatelor.

Umiditatea mărită a solului conduce la creşterea turgescenţei celulelor, inclusiv a celor anexe, care exercită o presiune asupra celulelor stomatice determinând închiderea hidropasivă a acestora.

Lumina intervine în procesul de închidere şi deschidere a stomatelor, prin intermediul fitocromului (Racusen şi Satter, 1975). După McRobie (1988), lumina induce activarea pompei de protoni din plasmalema celulelor stomatice. Ca urmare, are loc scăderea pH-ului celular, hiperpolarizarea potenţialului de membrană care determină intrarea potasiului în celulele stomatelor şi deschiderea fotoactivă a acestora. În lipsa luminii, potenţialul de membrană scade, ceea ce determină ieşirea potasiului pe cale pasivă, dar şi activă şi închiderea stomatelor.

La plantele de tip fotosintetic CAM, stomatele se deschid în timpul nopţii. Dioxidul de carbon este fixat de acidul fosfoenolpiruvic, ceea ce determină scăderea concentraţiei interne a acestui component gazos, şi deschiderea stomatelor în timpul nopţii. Ziua, acidul malic este descompus la acid piruvic şi dioxid de carbon, care, prin acumulare, determină creşterea concentraţiei interne şi închiderea stomatelor.

În procesul de închidere şi deschidere a stomatelor intervine şi "orologiul biologic" intern al plantelor, care funcţionează cu participarea pigmenţilor fotosensibili.

Eliminarea apei prin stomate este corelată cu ritmul de aprovizionare cu apă a acestora şi cu gradul lor de deschidere.

Apa provenită din vasele lemnoase este transportată prin celulele parenchimului lacunar pe cale apoplasmică, iar procesul de vaporizare se desfăşoară la nivelul camerei substomatice. Transportul apei sub formă de vapori, prin spaţiile lacunare, are o pondere mai redusă.

Se admite, în general, că aerul din camera substomatică este saturat în vapori de apă, în timp ce aerul din mediul înconjurător are umiditate relativ mai redusă (40–60%). Ca urmare, vaporii de apă difuzează din camera substomatică în mediu.

Tabelul 4.2. **Intensitatea procesului de transpiraţie stomatică şi cuticulară la diferite grupe de plante** (după Larcher, 1991)

Grupa de plante	mg H_2O dm^2/h		
	Transpiraţia stomatică	Transpiraţia cuticulară	% din transpiraţia stomatică
Hidrofite	1800–4000	–	60–70
Heliofile	1700–2500	200–300	până la 20
Ombrofile	500–1000	50–250	până la 25
Pomoideae	700–1000	120–160	10–20
Prunoideae	400–700	80–110	15–20
Vitaceae	400–500	80–90	17–24
Cactaceae	200–600	3–10	1–2

După recoltarea legumelor folosite pentru frunze (ex. *Spinacia*), stomatele se închid la circa zece minute, ceea ce contribuie la menţinerea turgescenţei pe parcursul procesului de valorificare.

Transpiraţia cuticulară are o pondere redusă din cauza permeabilităţii scăzute a componentelor de natură lipidică, a cuticulei. Acest tip de transpiraţie reprezintă 1–2% din transpiraţia totală, la plantele cactacee, variază între 10 şi 25% la plantele mezofile şi ajunge până la 60–70% din transpiraţia totală, la plantele hidrofite. În cazul plantelor cu cuticula foarte groasă, aşa cum este *Hedera helix*, transpiraţia cuticulară nu mai are loc.

După Larcher (1971), transpiraţia cuticulară variază în funcţie de specie între 3 şi 300 mg H_2O /dm^2/h, în timp ce transpiraţia stomatică — între 400 şi 4000 mg H_2O dm^2 /h. *(Tabelul 4.2.)*.

Coeficientul de permeabilitate pentru apă al cuticulei este în medie de 10^{-9} m/ s şi variază astfel: $2{,}30 \times 10^{-9}$ m /s la *Solanum melongena*, $1{,}81 \times 10^{-9}$ m/s la *Lycopersicon esculentum* şi $0{,}43 \times 10^{-9}$ m/s la catafilele de *Allium*.

Rezistenţa cuticulară variază între 2 000 şi 5 000 S/ m la plantele mezofite şi între 5 000 şi 40 000 S/m, la cele xerofite (Cowan şi Milthrope, 1968). Apa eliminată prin transpiraţie cuticulară provine din apoplast sau din simplast, în ultimul caz fiind transportată prin ectodesme. Transportul vaporilor de apă prin cuticulă se face prin pori. În cazul în care porii cuticulari corespund cu ectodesmele, se re-

alizează adevărate canale, prin care se desfăşoară transpiraţia cuticulară (Romberger ş.a., 1993).

Transpiraţia lenticelară se evidenţiază la tulpini, fructe şi la frunzele de conifere, care prezintă din loc în loc lenticele, ce constituie rupturi ale epidermei sau ale peridermei ori stomate modificate. Prin intermediul lenticelelor, celulele corticale vii sunt în legătură cu atmosfera ambiantă.

Pe o ramură de un an de *Gleditsia triacanthos* cu lungimea de 20 de centimetri se află de la 72 până la 210 lenticele, iar tuberculii de *Solanum tuberosum* au o lenticelă pe cm^2 .

Periderma tuberculilor de *Solanum tuberosum* este alcătuită din 3–15 straturi de celule suberificate a căror grosime medie este de 30–50 m. Coeficientul de permeabilitate al acesteia este redus şi variază între 10^{-9} şi 10^{-10} m/ s (Lange ş.a., 1982).

Datorită gradului redus de permeabilitate al suberului pentru apă şi al numărului mic de lenticele, intensitatea procesului de transpiraţie a tuberculilor de *Solanum tuberosum* este foarte redusă.

Din datele obţinute de Burton (1982) rezultă că celulele vii, permeabile pentru apă, pierd prin transpiraţie 3,3–3,9 mg H_2O mbar/cm^2/h. În cazul ţesuturilor protejate de cuticulă, cantitatea de apă eliminată prin transpiraţie este de 0,10 mg H_2O mbar/cm^2/h (*Spinacea oleracea*), iar în cazul celor acoperite cu suber scade până la 0,03 mg H_2O mbar/ cm^2/ h, la tuberculul de *Solanum tuberosum*.

Procesul de transpiraţie prezintă variaţii diurne şi sezoniere ale intensităţii.

Variaţiile diurne se manifestă printr-o transpiraţie redusă în timpul nopţii, când stomatele sunt închise şi umiditatea relativă a aerului este mai mare. În această perioadă se desfăşoară numai transpiraţia cuticulară şi lenticelară. Intensitatea transpiraţiei creşte o dată cu ivirea zorilor, când are loc deschiderea stomatelor şi prezintă o valoare maximă în timpul amiezii, când temperatura este mai ridicată, iar umiditatea relativă a aerului este mai scăzută.

După acest maximum, se produce diminuarea intensităţii procesului de transpiraţie care înregistrează valoare minimă o dată cu căderea nopţii. Această variaţie tipică prezintă modificări în funcţie de specie şi de condiţiile mediului.

În verile secetoase, foarte călduroase şi cu umiditate relativă a aerului scăzută, se produce închiderea hidroactivă a stomatelor în orele de amiază. Ca urmare, se înregistrează două maximumuri ale transpiraţiei, unul înainte de amiază şi altul după amiază.

Variaţia sezonieră se manifestă printr-o transpiraţie redusă în timpul iernii, atât la plantele cu frunze căzătoare, cât şi la cele sempervirescente. În timpul primăverii, cât suprafaţa foliară este încă redusă, procesul de transpiraţie prezintă valori mici. Vara, când temperatura aerului este mai ridicată, iar umiditatea relativă este scăzută, procesul de transpiraţie prezintă un maximum, pentru ca toamna să se constate o nouă diminuare a intensităţii procesului de transpiraţie, datorită temperaturii mai scăzute şi umidităţii relative a aerului ridicate.

Intensitatea procesului de transpiraţie poate fi analizată cu ajutorul unor indicatori fiziologici. Aceştia sunt: transpiraţia absolută, transpiraţia relativă, coeficientul economic al transpiraţiei şi productivitatea transpiraţiei.

Transpiraţia absolută reprezintă cantitatea de apă eliminată în procesul de transpiraţie de întregul organ sau organism, exprimată în grame.

Transpiraţia relativă constituie raportul dintre cantitatea de apă eliminată prin transpiraţie şi acea evaporată de pe o suprafaţă egală de apă, în acelaşi timp.

Transpiraţia relativă a frunzelor este cuprinsă între 0,1 şi 0,5, iar la plantele cu consum mare de apă poate să ajungă la unu.

Coeficientul de transpiraţie reprezintă cantitatea de apă eliminată în procesul de transpiraţie, în perioada în care se biosintetizează un gram de substanţă uscată.

Determinarea coeficientului economic al transpiraţiei se face la plantele cultivate în vase de vegetaţie, la care se cunoaşte cantitatea de apă administrată într-un interval de timp şi se analizează substanţa uscată acumulată. Acest indicator este util pentru zonarea culturilor şi pentru stabilirea normei de irigare. În funcţie de specie, pentru biosinteza unui gram de substanţă uscată, se elimină prin transpiraţie 150–900 g apă *(Tabelul 4.3.)*.

Productivitatea transpiraţiei reprezintă valoarea inversă a coeficientului economic al transpiraţiei şi anume, cantitatea de substanţă uscată sintetizată, exprimată în grame, corespunzătoare la 1000 g apă eliminată prin transpiraţie şi are valoarea medie de 3–5 g. De exemplu, în cazul speciei *Triticum*, productivitatea transpiraţiei are valoarea 3.

Bilanţul de apă al plantelor reprezintă raportul dintre cantitatea de apă absorbită de către plante şi cea eliminată de acestea. În funcţie de condiţiile mediului, se pot distinge trei situaţii:

Tabelul 4.3. Coeficientul de transpiraţie la unele grupe de plante (ml H_2O /g subst. uscată) (după Larcher, 1991)

Plante	Coeficientul de transpiraţie
Cereale	500–650
Legume	700–800
Cartofi	400–650
Zea mays	260–320
Helianthus, frunză tânără	280
Helianthus, frunză (faza de înflorire)	670
Arbori din zona temperată	200–350
Cactuşi	50–100

- cantitatea de apă absorbită este egală cu cea eliminată, situaţie ce se întâlneşte în condiţii normale de temperatură şi umiditate;
- absorbţia apei este mai intensă decât transpiraţia în condiţiile cu umiditate excesivă. Acumularea apei în ţesuturi, în acest caz, poate să fie dăunătoare schimbului de gaze dintre plantă şi mediu. Aceste efecte nocive pot fi evitate de unele specii de plante (ex. cerealele etc.), prin eliminarea apei sub formă de picături (gutaţie);
- absorbţia este mai redusă decât transpiraţia în condiţii de secetă.

Astfel, în prima etapă plantele manifestă ofilirea temporară, care constă în veştejirea reversibilă a frunzelor. Acest tip de ofilire se manifestă şi în zilele excesiv de călduroase, deşi în sol există apă suficientă, când transpiraţia depăşeşte cantitativ absorbţia. Turgescenţa se reface însă seara şi în cursul nopţii.

Prelungirea condiţiilor de secetă determină ofilirea permanentă, care se menţine şi noaptea. Plantele pot supravieţui în condiţii de secetă pe durată de timp variabilă în funcţie de specie, cuprinsă între 2 şi 12 zile, după care plantele îşi pot reveni, recăpătând starea de turgescenţă, dacă este asigurată apa necesară (precipitaţii sau irigare). Dacă nu este asigurată apa necesară în timp util, se manifestă dereglări fiziologice ce pot conduce cu timpul la moartea plantelor. Ofilirea permanentă se manifestă, iniţial, la frunzele bătrâne, situate la baza coroanei şi apoi se extinde spre vârful coroanei. La plantele ierboase, fenomenul se manifestă întâi la vârfurile de creştere, la frunzele tinere şi bătrâne, apoi şi la cele cu poziţie mijlocie.

În solurile reci sau în cazul irigării cu apă rece, în zilele călduroase de vară, se manifestă seceta fiziologică. În aceste condiţii, absorbţia

apei de către rădăcină este inhibată, în timp ce eliminarea ei prin transpiraţie decurge în mod normal. Ca urmare, apare un deficit de saturaţie în apă a celulelor, care se manifestă prin ofilirea temporară a plantelor.

Factorii care determină intensitatea procesului de transpiraţie

Dintre ***factorii interni*** prezintă importanţă: numărul de stomate, grosimea cuticulei, gradul de deschidere al stomatelor şi poziţia stomatelor.

Numărul de stomate pe unitatea de suprafaţă foliară este corelat cu intensitatea procesului de transpiraţie. Cu cât numărul de stomate este mai mare, până la o anumită limită, cu atât eliminarea apei prin transpiraţie este mai intensă. În cazul în care distanţa dintre stomate este mai mică decât de zece ori diametrul stomatei, se constată o diminuare a intensităţii procesului respectiv. Fenomenul este cunoscut sub denumirea de "efect de margine". Acesta se explică prin faptul că în cazul stomatelor situate la distanţe mici, difuzia vaporilor de apă nu mai poate să se producă şi lateral, are loc numai pe direcţie perpendiculară pe suprafaţa stomatei, numai deasupra ostiolei. Din această cauză, procesul de transpiraţie este înhibat.

Numărul de stomate pe unitatea de suprafaţă foliară variază cu specia între 14 şi 33 stomate/mm^2 la cereale şi 376 şi 726 stomate/mm^2, la varză.

Grosimea cuticulei are importanţă în transpiraţia cuticulară. Frunzele tinere şi cele ale plantelor sciatofile au cuticula mai subţire şi intensitatea transpiraţiei mai mare comparativ cu plantele bătrâne şi cu speciile fotofile.

Soiurile de legume şi fructe, care sunt protejate de cuticula mai groasă, ca de exemplu varza din soiul *Fornax* şi merele din soiul *Red Delicious*, pierd cu 5–10 % mai puţină apă pe parcursul procesului de păstrare comparativ cu soiurile care au cuticula mai subţire, aşa cum este cazul verzei din soiul de Buzău.

Gradul de deschidere a stomatelor influenţează direct intensitatea procesului de transpiraţie. Noaptea, când stomatele sunt închise, are loc numai transpiraţia cuticulară, cantitatea de apă eliminată fiind redusă. În timpul zilei, gradul de deschidere a stomatelor este determinat de temperatura şi umiditatea relativă a aerului şi până la o valoare limită determină sporirea gradului de deschidere a stomatelor. Creşterea temperaturii peste această limită, însoţită de scăderea umidităţii relative a aerului, are ca efect scăderea gradului de

deschidere a stomatelor, iar într-o fază extremă, închiderea lor hidroactivă.

Poziţia stomatelor faţă de epidermă influenţează procesul de transpiraţie în două moduri:

- plantele care au stomatele situate deasupra epidermei cum este la dovleac au intensitatea procesului de transpiraţie mai mare;
- plantele cu stomatele situate sub nivelul epidermei, în cripte ca la leandru, au o valoare mai mică a intensităţii procesului de transpiraţie.

Principalii *factori externi* care influenţează intensitatea procesului de transpiraţie sunt: lumina, temperatura, umiditatea solului şi a aerului, concentraţia soluţiei solului, presiunea atmosferică şi curenţii de aer.

Lumina influenţează direct intensitatea procesului de transpiraţie prin efectul său caloric. Circa 45% din lumina absorbită de către plante este transformată în energie calorică, care este consumată în procesul de transformare a apei lichide în vapori (căldură de vaporizare).

Efectul luminii se materializează şi în deschiderea şi închiderea fotoactivă a stomatelor, cu efectele corespunzătoare asupra intensităţii procesului de transpiraţie.

Temperatura aerului acţionează în corelaţie cu umiditatea relativă. Temperatura cuprinsă între 30 şi 40°C determină cele mai mari pierderi prin transpiraţie. La aceste temperaturi, capacitatea aerului pentru vaporii de apă creşte, ceea ce determină scăderea umidităţii relative a aerului şi, în consecinţă, intensificarea transpiraţiei. Astfel, la temperatura de 20°C şi 70% umiditate relativă, aerul conţine 13,2 g apă/m^3 aer. Crescând temperatura aerului la 40°C, la acelaşi conţinut de vapori de apă, umiditatea relativă a aerului scade la 22,5%. Ca urmare, diferenţa dintre presiunea vaporilor de apă din mediul înconjurător şi cea din camera substomatică creşte, ceea ce determină intensificarea procesului de transpiraţie.

Umiditatea solului este un factor important ce influenţează procesul de transpiraţie a plantelor şi are o acţiune indirectă. Umiditatea redusă a solului este corelată cu absorbţia redusă a apei de către plante. Deficitul de apă din plante diminuează evident intensitatea procesului de transpiraţie.

Invers, umiditatea moderată a solului favorizează absorbţia apei de către rădăcini, transportul rapid către frunze şi, ca urmare, intensificarea procesului de transpiraţie.

Menţinerea o perioadă mai îndelungată a unui exces de apă în sol este dăunătoare, deoarece favorizează trecerea de la respiraţia aerobă la cea anaerobă în celulele rădăcinii.

Umiditatea aerului este un factor important, cu acţiune directă, asupra procesului de transpiraţie. Astfel, pe măsură ce scade umiditatea relativă a aerului, creşte deficitul presiunii vaporilor de apă, corelat cu intensificarea procesului de transpiraţie.

De exemplu, la temperatura de 21°C şi 70% umiditate relativă, deficitul presiunii vaporilor de apă este de 5,63 torr, în timp ce la aceeaşi temperatură, dar la umiditatea relativă de 50 %, deficitul presiunii vaporilor de apă creşte la 9,38 torr (1 atm. = 260 torr).

Determinările efectuate de Fetkenheuer (1978) au evidenţiat că la temperatura de 4°C merele pierd lunar din greutate prin transpiraţie 2,9 %, la umiditatea relativă de 80 % şi 0,98 % la umiditatea de 95%.

Soluţia solului prin concentraţia ei influenţează presiunea osmotică din celule şi procesul de transpiraţie. În general, concentraţia soluţiei solului reduce intensitatea transpiraţiei, în timp ce diluarea acesteia stimulează acest proces.

Presiunea atmosferică scăzută stimulează procesul de transpiraţie, în timp ce presiunea ridicată reduce acest proces.

Rezultă deci că plantele cultivate la altitudine transpiră mai intens decât cele cultivate la câmpie.

Curenţii de aer, respectiv vântul, îndepărtează din apropierea stomatelor vaporii de apă eliminaţi prin transpiraţie. Aceasta menţine o diferenţă mare între presiunea vaporilor de apă din camera substomatică şi din mediu şi prin aceasta, o intensitate mare a transpiraţiei.

Ca urmare a acestui fapt, în condiţii de vânt cu intensitate mare şi mijlocie, se constată intensificarea procesului de transpiraţie de 2–3 ori comparativ cu intensitatea aceluiaşi proces, care are loc în atmosferă liniştită, fără vânt.

De asemenea, vânturile calde de iarnă intensifică mai mult procesul de transpiraţie, având efecte negative asupra plantelor.

4.1.2. Gutaţia

Gutaţia este procesul de eliminare a apei de către plante sub formă de picături.

În zonele de climat ecuatorial, unde atmosfera este saturată în vapori de apă, gutaţia are loc în tot timpul zilei, dând naştere unei ploi foarte fine.

În condiţiile din România, gutaţia se produce când, după o perioada călduroasă, în care aprovizionarea cu apă s-a făcut în mod normal, se produce invazia unor mase reci de aer. În aceste condiţii de temperatură scăzută, umiditatea relativă a aerului creşte până la valori apropiate de saturare (100 %), ceea ce determină inhibarea procesului de transpiraţie. În acelaşi timp absorbţia apei din sol se desfăşoară în ritm normal, iar presiunea radiculară determină ascensiunea sevei brute până la nivelul frunzelor, unde se elimină sub formă de picături.

Gutaţia se produce mai ales în timpul nopţii şi se desfăşoară pe suprafaţa tuturor organelor la ciuperci, pe toată suprafaţa frunzei la *Phaseolus*, prin vârful frunzelor la *Triticum*, iar la plantele cu frunze dinţate, prin vârful dinţişorilor acestora. În aceste zone se găsesc structuri specializate pentru eliminarea apei: ***hidatode*** *(Fig. 4.4.)*.

Hidatodele de tip închis (active) sunt alcătuite din una sau mai multe celule epidermice normale ori modificate în peri. Aceste celule, cu pereţii subţiri, au rolul de a acumula apa, pe care o elimină rapid.

La *Phaseolus*, hidatodele sunt alcătuite din peri uni sau pluricelulari, care acumulează apa şi o elimină sub formă de picături, prin vârful lor, atunci când condiţiile de mediu sunt prielnice.

În vecinătatea hidatodelor se află terminaţiile vaselor lemnoase, care le furnizează în permanenţă apă.

Hidatodele de tip deschis (pasive) se găsesc în vârful frunzelor, aşa cum este cazul la fragi. Ele sunt alcătuite din două celule stomatice moarte, care lasă între ele un orificiu permanent deschis. Sub aceste celule se află camera acviferă, care este înconjurată de un ţesut parenchimatic (epitem), alcătuit din celule cu pereţii subţiri şi cu spaţii intercelulare pline cu apă. Acest ţesut se află în contact cu terminaţiile vaselor lemnoase.

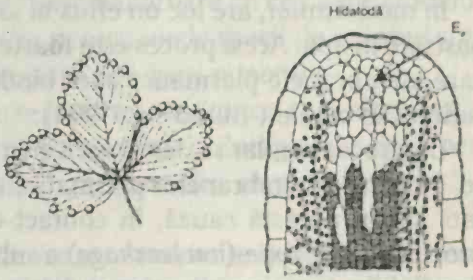


Fig. 4.4. Gutaţia şi structura hidatodei

În condiţiile când transpiraţia se intensifică, presiunea hidrostatică din epitem scade, iar gutaţia încetează.

La aprovizionarea cu apă în exces, gutaţia are rolul de a spori cantitatea de apă care se elimină din corpul plantelor, împiedicându-se prin aceasta suprasaturarea celulelor cu apă.

În procesul de gutaţie se elimină o soluţie diluată (0,1–0,9 %) care conţine cantităţi mici de substanţe minerale (mai ales calciu), compuşi glucidici şi azotaţi.

4.2. Eliminarea substanţelor minerale şi organice din plante

Eliminarea substanţelor organice şi anorganice din plante poate să aibă loc prin procesul de gutaţie, dar se poate realiza şi prin *desorbţie* şi *secreţie.*

4.2.1. Desorbţia substanţelor anorganice şi organice

Desorbţia se produce la nivelul rădăcinii eliminându-se din plante elementele minerale, aminoacizi, acizi organici etc.

Eliminarea ionilor prin rădăcinile plantelor constituie un proces fiziologic activ, care se desfăşoară normal în cazul absorbţiei prin cotransport antiport. În timpul nopţii eliminarea ionilor se intensifică, probabil, datorită faptului că în această perioadă rădăcinile plantelor primesc o cantitate redusă de substrat respirator, pentru producerea de ATP (Glass, 1989).

Ionii din celulele rădăcinii pot trece în soluţia solului şi în mod pasiv, prin difuzie. În general, acest proces se intensifică în lipsa oxigenului, în cazuri patologice, precum şi la rădăcinile senescente.

În mod similar, are loc un eflux al ionilor şi în cazul florilor tăiate, păstrate în apă. Acest proces este foarte intens la florile senescente, la care membranele plasmatice sunt biodegradate şi ionii nu mai pot fi reţinuţi în celule (Burzo ş.a., 1991).

Un proces similar se desfăşoară şi în seminţele în curs de germinare. Structura membranelor plasmatice din seminţele uscate este afectată şi din această cauză, în contact cu soluţia solului, are loc un proces de desorbţie (*ion leackage*) a substanţelor solubile (ioni, glucide solubile, aminoacizi), ceea ce diminuează capacitatea de germinare a seminţelor. Se apreciază că seminţele care au un proces redus de desorbţie au o capacitate bună de germinare.

4.2.2. Secreţia substanţelor anorganice şi organice

Secreţia reprezintă un proces fiziologic care constă în eliminarea unor substanţe cu compoziţie foarte variată. Aceste substanţe pot fi utile plantelor, aşa cum este cazul nectarului din flori, care atrage insectele, pot avea un rol fiziologic încă neprecizat ca latexul, sau reprezintă compuşi de excreţie ca ionii la plantele halofite. Secreţia se realizează de către celule sau ţesuturi secretoare, care pot elimina substanţele intracelular sau extracelular: endogen sau exogen.

Eliminarea substanţelor se produce prin membranele plasmatice intacte, în cazul secreţiilor merocrine, sau prin alterarea structurii celulare, în cazul secreţiilor holocrine.

Substanţele eliminate pot fi constituite din produşi finali ai metabolismului, proces considerat ca excreţie, sau din substanţe ce participă la procesele metabolice, în care caz sunt considerate ca secreţii.

Biosinteza substanţelor hidrofile ce intră în compoziţia secreţiilor are loc în complexul Golgi, în timp ce substanţele lipofile se sintetizează în reticulul endoplasmatic şi în plastide. Substanţele hidrofile străbat uşor pereţii celulari şi se elimină prin porii cuticulei sau se acumulează între cuticulă şi epidermă.

Celulele secretoare care produc substanţele lipofile au reticulul endoplasmatic foarte dezvoltat, produşii de biosinteză se acumulează în vezicule şi cisterne şi sunt puşi în libertate prin biodegradarea acestora.

Celulele situate în jurul celulelor glandulare au uneori pereţii suberificaţi sau cutinizaţi, ceea ce împiedică transportul apoplasmic al substanţelor secretate.

Glandele secretoare saline sunt situate în epiderma frunzelor sau a tulpinilor şi au o structură asemănătoare cu cea a hidatodelor. Aceste glande sunt caracteristice pentru unele specii de halofite şi au rolul de a colecta şi elimina excesul de săruri minerale.

Astfel de glande secretoare se întâlnesc la *Statice*, care elimină clorul în mod activ şi sodiul-pasiv, spre exterior. Energia necesară pentru transportul activ al clorului provine din respiraţia intensă a celulelor glandulare.

Celulele glandulare de la *Statice* sunt acoperite de cutină, care este prevăzută cu pori. Citoplasma celulelor glandulare este bogată în mitocondrii, nucleul este mare, iar plasmalema-cutată, mărindu-se astfel suprafaţa de secreţie activă. Se constată, de asemenea, lipsa

cloroplastelor şi a vacuolei centrale, caracteristică pentru majoritatea celulelor vegetale.

Specia *Tamarix aphylla* are glande secretoare saline a căror celule au continuitate simplasmică, prin numeroase ectodesme, cu exteriorul. Cuticula este străbătută de numeroşi pori, prin care soluţia concentrată de săruri ajunge la exterior.

În cazul unor specii halofite de *Atriplex*, eliminarea sărurilor minerale se face prin pori secretori bicelulari. Celula bazală conţine un reticul endoplasmatic bine dezvoltat, iar cea terminală are o vacuolă imensă, ce ocupă circa 95 % din volumul acesteia. În celulele respective se acumulează săruri minerale, a căror concentraţie este de circa 60 de ori mai mare comparativ cu celelalte celule (Mozafor şi Goodin, 1970). Această acumulare se realizează printr-un proces de transport activ (Osmond ş.a., 1969). Celula terminală este lipsită de nucleu, conţine cloroplaste cu activitate fotosintetică scăzută, numeroase vezicule transportoare, iar membranele plasmatice sunt prevăzute cu multiple pompe, care transportă ionii în mod activ spre exterior.

Celule secretoare izolate denumite *ideoblaste* se găsesc în diferite ţesuturi ale plantelor: frunze, tulpini etc.

În frunzele de *Laurus nobilis* se află celule mari, care secretă uleiuri volatile. În scoarţa de *Quercus* şi în ţesutul medular de *Rosa* se găsesc celule în care se biosintetizează şi se acumulează substanţe tanoide, precum şi alcaloizi şi heterozide. Plantele din familia *Tiliaceae* au celule ce conţin mucilagii, care provin din degenerarea citoplasmei sau din gelificarea peretelui celular.

În peţiolul speciilor *Begonia, Prunus* şi *Allium* se găsesc celule în care se acumulează cristale de oxalat de calciu.

În celulele plantelor de *Liriodendron* şi *Magnolia* se acumulează uleiuri volatile, în vezicule formate prin invaginarea plasmalemei (Kisser, 1958). Acumularea acestor substanţe are loc în celulele mezofilului frunzelor, în mezocarpul fructelor şi în unele cazuri, în rădăcini şi tulpini (Fahn, 1979).

Laticiferele sunt alcătuite din celule secretoare lungi, ramificate sau neramificate, dispuse în şiruri (laticifere neramificate), sau din celule aşezate cap la cap, la care pereţii despărţitori se resorb (laticifere articulate).

În timpul creşterii laticiferelor se formează o singură vacuolă mare în care se acumulează latexul. Acesta reprezintă o emulsie ce conţine 50–80 % apă, iar în suspensie se află: glucide, taninuri, glicozide, malat de calciu, uleiuri eterice, ceruri, gome, răşini, enzime, acizi aro-

matici, hidrocarburi poliizoprenice şi uneori alcaloizi toxici. Culoarea latexului este albă şi în contact cu aerul el se întăreşte.

Există peste 12 000 specii din 20 de familii de plante dicotiledonate care au latex, precum şi câteva plante monocotiledonate şi pteridofite (Metcalfe, 1962).

Latexul plantelor de *Papaver* conţine alcaloizi, cel de *Ficus* – substanţe proteice , cel de *Musa* – taninuri, cel de *Hevea* – latex, iar latexul de *Carica papaya* conţine papainã.

Biosinteza latexului se realizează cu participarea citoplasmei, reticulului endoplasmatic şi a complexului Golgi. Substanţele cu greutate moleculară mare, acumulate în veziculele transportoare, sunt deversate în vacuole, printr-un proces de pinocitoză, iar cele cu greutate moleculară mică străbat tonoplastul printr-un proces de transport activ sau pasiv.

Unele dintre substanţele acumulate în laticifere pot fi reutilizate în procesele metabolice, în timp ce altele rămân acumulate în aceste celule.

Perii glandulari sunt excrescenţe formate din una sau mai multe celule care provin din epidermă, iar uneori din hipodermă. Aceştia se găsesc pe frunze sau tulpinile plantelor şi au o parte terminală formată din una sau mai multe celule secretoare.

La multe specii pereţii celulei bazale au incrustaţii de suberină, care împiedică transportul apoplasmic spre plantă. Transportul substanţelor de la celulele bazale spre cele terminale se realizează prin numeroase plasmodesme. Celulele secretoare terminale au citoplasma densă şi plastide ameboide conectate la reticulul endoplasmatic neted prin tubuli (Dell şi Mc Comb, 1978).

Perii glandulari de la *Primula, Alnus* şi *Populus* care produc substanţe flavonoide se caracterizează prin prezenţa în celula terminală a unui număr mare de canalicule ale reticulului endoplasmatic, în timp ce perii care produc glucide se caracterizează printr-un complex Golgi bine dezvoltat (Dell şi Mc Comb, 1978).

Uleiurile eterice sintetizate de *Mentha piperita* se acumulează în vacuolele perilor secretori (Ameluxen ş.a.,1969), în timp ce în perii urticanţi de *Urtica dioica* se acumulează formiat de sodiu, histamină şi acetilcolină. Secreţiile se eliberează prin exopinocitoză în spaţiul dintre plasmalemă şi peretele celular de unde difuzează spre exterior, acumulându-se în spaţiul subcuticular.

Papilele glandulare sunt alcătuite din celule epidermice, alungite spre exterior. Ele se găsesc la speciile de *Rosa, Syringa, Lilium, Hyacinthus* etc., iar secreţiile constau din uleiuri volatile.

Glandele digestive se găsesc numai la plantele carnivore.

La speciile de *Nepenthes* celulele secretoare izodiametrice sunt amplasate într-o urnă. Aceste celule se află în legătură cu traheide spiralate, care le aprovizionează cu apă.

Celulele secretoare de la *Drosera rotundifolia,* fiind dispuse radiar, pe partea bombată a perilor, sunt în legătură cu vasele lemnoase.

Secreţia produsă de glandele digestive conţine enzime proteolitice şi substanţe mucilaginoase, lipicioase, care reţin insectele. Se întâlnesc, de asemenea, ioni de sodiu, potasiu, magneziu, calciu şi clor, în concentraţie de 20 mmol. Morre şi Mollenhauer (1976) au precizat că secreţiile conţin şi amilaze, glucuronaze şi enzime hidrolitice ale pereţilor celulari, care sunt produse de reticulul endoplasmatic şi ribonucleaze, proteaze şi fosfataze, generate de complexul Golgi.

Glandele nectarifere sunt alcătuite din celule epidermice de tip special, care se găsesc la baza unor componente florale sau chiar extraflorale, pe stipele, receptacul, pe filamentul staminelor, pe ovar sau pe stil.

Glandele nectarifere intraflorale au rolul de a atrage insectele care efectuează polenizarea, în timp ce glandele nectarifere extraflorale servesc la eliminarea excesului de glucide, în perioada cu activitate fotosintetică intensă(Romberger ş.a., 1993).

Celulele secretoare au dimensiuni mici, pereţi subţiri, nuclee mari, citoplasmă densă granulară, în care se observă mitocondriile, reticulul endoplasmatic, dictiozomii şi vacuole mici. Aceste celule sunt în legătură cu floemul, iar nectarul produs este eliminat în spaţiile intercelulare, pe suprafaţa epidermei sau între epidermă şi cuticulă, de unde trece prin pori spre exteriorul acesteia.

Luttge (1966) a determinat următoarea compoziţie chimică la nectarul florilor de *Musa sapientum*: 68 % apă, 8 % glucoză, 8 % fructoză, 16 % zaharoză, 0,014 % aminoacizi, 0,28–0,59 % proteine, 0,032 % fosfat anorganic şi 0, 013 % fosfat organic.

Apa şi substanţele organice provin din floem, trec pereţii celulari la exteriorul ţesutului, unde se elimină sub formă de picături. Eliminarea nectarului din epiteliul nectarifer este asemănătoare cu gutaţia şi stimulată de existenţa unor fisuri în cuticulă.

Debitul cu care este eliminat nectarul variază în funcţie de specie între 0,13 şi 268 mg/floare (Fahn, 1995).

Ţesuturile glandulare interne sunt alcătuite dintr-un masiv de celule secretoare, care delimitează un spaţiu comun sub forma unei pungi, canal sau buzunar, în care se acumulează substanţele secretate (Ziegler şi Lutge, 1967).

La speciile genului *Citrus* se găsesc buzunare schizolisigene, în care se acumulează monoterpene şi sesquiterpene. Uleiurile volatile se sintetizează şi se acumulează în plastide sub formă de picături. La maturitate se formează o cavitate pe cale schizolisigenă în care se acumulează uleiuri volatile provenite din plastidele lizate. Uleiurile volatile conţin terpenoizi (C_5, C_{10}, C_{15} şi C_{20}), esteri alifatici şi aromatici, fenoli etc.

Speciile genului *Pinus* se caracterizează prin prezenţa canalelor glandulare (rezinifere), în care se acumulează răşini.

Speciile de *Picea, Pinus* şi *Larix* formează canale rezinifere în xilemul secundar, iar *Abies* formează asemenea canale doar în ţesuturile lezate. Aceste canale au lungimea de 10 cm (Werker şi Fahn, 1969) şi diametrul de 60–105 μm (Reid şi Watson, 1966), fiind înconjurate de celule cu pereţii subţiri.

Răşinile sunt exudate naturale conţinând un amestec de flavonoizi şi terpenoizi. În cazul genului *Pinus*, răşinile sintetizate sunt transportate prin citoplasma lipofilă sub formă de mici picături, care pot fi eliminate spre exterior, direct prin plasmalemă sau prin exocitoză. Răşinile dizolvate în uleiuri eterice traversează cuticula prin pori sau prin rupturile acesteia şi se depun pe suprafaţa frunzelor.

Plastidele sunt sediul biosintezei terpenelor şi constituie totodată organitul care realizează transportul intracelular al acestor substanţe spre plasmalemă. Conţinutul acestor plastide este eliberat în spaţiul dintre plasmalemă şi peretele celular, de unde ajunge în cavitatea comună a ţesutului glandular.

BIBLIOGRAFIE

Allaway, V.G.– Planta. 1973, 110, 63–70.

Amelunxen, F. ş.a. – L. Z. Pflanzenphysiol. 1969, 61, 68–72.

Bener, U. şi *Schnepf, E.* – Protoplasma. 1975, 85, 337–349.

Burton, W.G. – Postharvest Physiology of Food crops. Londra, New York, 1982.

Burzo, I. ş.a. – Lucrări ştiinţifice. I.C.L.F. Vidra. 1990, 271–280.

Canny, M.J. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1995, 46, 215–236.

Carr, D.J. – în Intracellular Communication in Plants. Guning şi Robards edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

Cowan, I.R. şi *Milthrope, F.L.* – în Water Deficients and Plant. Growth, vol. 1. Kozlowski şi Ted edit. Londra , New York, 1968.

Curtis, J.D. şi *Lersten, N.R.* – Nord. J. Bot. 1986, 6, 793–796.

Dell, B. şi *Mc Comb, A.J.* – în Advances in Botanical Research, vol. VI, Woolhouse edit.,Londra, New York, San Francisco, 1978.

Dudel, G. şi *Kohl, G.* – Arch. Acker-Pflanzenbau Bodenkd. 1974, 18, 233–242.

Fahn, A. – Secretory Tissues in Plants. Londra, 1979.

Fahn, A. – Plant. Anatomy. Oxford, 1995.

Findlay, N. şi *Mercer, F.V.* – Austr. J. Biol. Sci. 1971, 24, 647–656.

Fischer, R.A. – Plant. Physiol. 1968, 47, 555–558.

Glinka, Z. şi *Reinhold, L.* – Plant. physiol. 1971, 48, 103–105.

Harris, M.J. ş.a. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1988, 85, 2584–2588.

Hill, A.E. – Biochem. Biophys. Acta. 1967, 135, 454–460.

Holmgreen, P ş.a. – Physiol. Plant. 1965, 18, 557–573.

Humble, G.D. şi *Raschke, K.* – Plant. Physiol. 1971, 48, 447–453.

Ishikawa, H. ş.a. – Plant. Cell Physiol. 1983, 24, 769–772.

Kim, M. ş.a. – Plant. Physiol. 1995, 109, 1077–1084.

Kisser, J.G. – Encycl. Plant. Physiol, vol.10, Berlin,1958.

Larcher, W. – Physiological Plant. Ecology. Berlin, Heidelberg, 1991.

Luttge, U. – Planta, 1966, 68, 44–56.

Mac Robbie, E.A.C. – Plant. J. 1995, 7, 565–576.

Mansfield, T.A. ş.a. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1990, 41, 55–75.

Metcalfe, C.R. – Econ. Bot. 1967, 21, 115–127.

Mohr, H. şi *Schopfer, P.* – Plant. Physiology. Berlin, Heidelberg, New York, 1995.

Moore, D.J. şi *Mollenhaurer, H.H.* – în Encycl. Plant. Physiol, vol.3, Sticking şi Heber edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

Mouravief, I. – Ann. Sci. Natl. Botan. Biol. Veg. 1972, 13, 361–368.

Mozafar, A. şi *Goodin, R.J.* – Plant. Physiol. 1970, 45, 62–65.

Osmond, C.B. şi *Bowling, D.J.F.* – Austr. J. Biol. Sci. 1969, 22, 797–814.

Penny, M.G. şi *Bowling, D.J.F.* – Planta. 1974, 119, 17–25.

Racusen, R.H. şi *Satter, R.L.* – Nature. 1975, 255, 408–410.

Raschke, K. şi *Humble, G.D.* Planta. 1973, 115, 47–57.

Reid, R.W. şi *Watson, J.A.* – Can. J. Bot. 1966, 44, 525–679.

Romberger, J.A. ş.a. – Plant. Structure: Function and Development. Berlin, Heidelberg, New York, 1993.

Schroeder, J.I. şi *Hagiwara, S.* – Nature. 1989, 333, 427–430.

Schroeder, J.I. şi *Hagiwara, S.* – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1990, 87, 9305–9309.

Sebaneck, J. – Plant. Physiology. Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo, 1992.

Sestak, Z. – Photosinthesis During Leaf Development. Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985.

Spalding, E.P. şi *Cosgrove, D.J.* – Planta. 1989, 178, 407–410.

Turgeon, R. – ARPPPMB. 1989, 40, 119–138.

Ward,J.M. ş.a. – The Plant. Cell, 1995, 7, 833–844.

Ward, J.M. şi *Schroeder, J.I.* – Plant. Physiol. 1991, 95, 675–681.

Werker, E. şi *Fahn, A.* – Bot. J. Linn. Soc. 1969, 62, 379–441.

Zeiger, E. ş.a. – Stomatal Function. Stanford, California, 1987.

Ziegler, H. şi *Luttge, U.* – Planta. 1967, 74, 1–17.

BCU IAŞI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Capitolul 5
Rolul fiziologic al apei şi al substanţelor minerale

Substanţele minerale, apa şi factorii mediului aflaţi în limitele optime au o acţiune favorabilă asupra desfăşurării proceselor fiziologice din plante, precum şi asupra recoltei. În cazul în care nivelul acestor factori nu se încadrează în limitele optime, reprezintă surse de stres care determină apariţia unor boli fiziologice denumite şi *dereglări fiziologice* sau *fiziopatii*.

În anumite limite, condiţiile de stres pot determina la plante adaptări care constau în modificarea treptată a metabolismului şi structurii. Într-o primă etapă "de aclimatizare" se produc modificări funcţionale care pot fi trecătoare, în cazul în care se revine la condiţiile normale, iniţiale. Dacă condiţiile nespecifice persistă, se produc modificări funcţionale şi structurale care se pot transmite ereditar şi care permit realizarea capacităţii de creştere şi de dezvoltare în aceste condiţii.

Simptomele caracteristice produse de factorii de stres sunt foarte variate: colorarea anormală a ţesuturilor afectate, necrozarea acestora, formarea de cavităţi, modificarea gustului etc. În multiple cazuri sunt afectate frunzele, ceea ce determină diminuarea producţiei şi a calităţii acesteia. Dacă sunt afectate organele comestibile ale plantelor (fructele sau legumele), se determină scăderea valorii comerciale şi sensibilizează ţesuturile la atacul microorganismelor parazite. Numai rareori se determină deprecierea totală a acestora.

Bolile fiziologice determinate de condiţiile nespecifice ale mediului au fost studiate de numeroşi cercetători, dar rezultatele obţinute cu privire la mecanismul care determină apariţia acestora sunt de multe ori contradictorii. Aceasta se datoreşte, în primul rând, faptului că acţiunea factorilor ambianţi este simultană şi de multe ori nu se

poate preciza cauza reală. Pe de altă parte, mecanismul complicat care determină apariţia bolilor fiziologice respective poate fi elucidat numai prin cercetări multidisciplinare, care sunt relativ dificil de realizat. De asemenea, nomenclatura folosită este confuză, de multe ori pentru aceeaşi boală fiind utilizate mai multe denumiri.

În mod frecvent, pe parcursul vegetaţiei plantelor se constată perioade în care se manifestă stresul produs de aprovizionarea necorespunzătoare cu apă şi substanţe minerale.

5.1. Rolul fiziologic al apei

Apa este un component indispensabil pentru viaţa plantelor şi, în acelaşi timp, reprezintă un factor important pentru repartiţia ecologică a acestora.

Sintezele efectuate de Lange ş.a. (1981), (1982), Noggle şi Fritz (1981), Wilkins (1985), Heller, Esnault şi Lance (1989), Salisbury şi Ross (1991), Sebaneck (1992) asupra cercetărilor efectuate de specialiştii în acest domeniu relevă importanţa fiziologică a apei în viaţa plantelor:

- apa reprezintă solventul pentru substanţele minerale şi unii compuşi organici solubili;
- asigură transportul substanţelor dizolvate prin vasele lemnoase, liberiene, apoplast şi simplast;
- asigură turgescenţa celulelor şi prin aceasta conferă poziţia erectă la plantele ierboase;
- asigură mediul pentru desfăşurarea unor reacţii de biosinteză şi de biodegradare a unor substanţe din plante;
- participă la procesul de creştere a plantelor;
- contribuie la reglarea temperaturii plantelor. Pentru vaporizarea unui gram de apă în procesul de transpiraţie se consumă o energie termică echivalentă cu 2 257 kJ;
- participă la procesul de fotosinteză cu protonii şi electronii rezultaţi din procesul de fotoliză a apei;
- apa oxigenată rezultată din procesul de fotosinteză şi fotorespiraţie reprezintă un puternic oxidant, care participă la biodegradările care au loc la nivel celular.

Lipsa apei din sol pentru perioade relativ scurte de timp (2–12 zile), în funcţie de specie, nu are urmări drastice asupra plantelor, datorită redistribuirii apei din ţesuturile acestora, în special din apoplast şi din rădăcini.

Scăderea conţinutului în apă al plantelor conduce la inhibarea procesului de creştere, a vitezei de translocare a asimilatelor şi a intensităţii procesului de fotosinteză. Este afectată, de asemenea, activitatea enzimatică şi în consecinţă procesele biochimice din plante.

Deshidratarea celulelor produsă de secetă are ca efect biodegradarea unor componente celulare, se produc modificări în structura, compoziţia şi funcţiile membranelor plasmatice (Blum, 1988). Menţinerea integrităţii membranelor plasmatice reprezintă o adaptare a soiurilor rezistente la stresul hidric.

Seceta are un prim efect asupra creşterii rădăcinilor. Acestea îşi continuă creşterea în lungime, fără a se produce sporirea densităţii lor şi în numeroase cazuri se constată moartea perişorilor absorbanţi. Se constată, de asemenea, şi reducerea ritmului de diviziune a celulelor şi a intensităţii procesului de fotosinteză. Efectul asupra extensiei celulare este însă mult mai evident şi conduce la formarea unor frunze mici, la creşterea valorii raportului rădăcini/ frunze.

Creşterea deficitului hidric determină ofilirea plantelor. Conţinutul în apă al solului la care apar simptome de ofilire este cunoscut sub denumirea de "coeficient de ofilire" şi variază cu tipul de sol. Astfel, coeficientul de ofilire al solurilor nisipoase este de 3–4%, iar al celor argiloase de 17–19%. Ofilirea plantelor este însoţită, de cele mai multe ori, de îngălbenirea frunzelor, apariţia de necroze pe marginea acestora şi reducerea taliei. Seceta determină senescenţa frunzelor de la baza plantelor, căderea acestora, reducerea suprafeţei foliare şi a transpiraţiei totale.

În cazul unui deficit hidric mai mare, celulele îşi pierd turgescenţa, creşterea încetează, frunzele cerealelor se răsucesc, schimburile gazoase se reduc, iar intensitatea procesului de respiraţie depăşeşte pe cea a procesului de fotosinteză. În general, intensitatea respiraţiei plantelor de pe solurile cu deficit hidric este mai mică decât cea a plantelor cultivate pe soluri cu umiditatea normală.

În condiţii de secetă s-a constatat diminuarea procesului de înfrăţire la plantele graminee, iar existenţa unei perioade secetoase în timpul înfloritului reduce semnificativ numărul fructelor şi al seminţelor, corelat cu diminuarea producţiei. În perioada de depozitare a asimilatelor la cereale, seceta produce şiştăvirea cariopselor. Aceasta se caracterizează prin acumularea unei cantităţi reduse de apă şi substanţe de rezervă, ceea ce conduce la realizarea unei fermităţi reduse a seminţelor.

Seceta însoţită de temperaturi ridicate determină apariţia sticlozităţii (*watercore*) la mere. În secţiune transversală a fructelor afectate, se observă aspectul apos al ţesuturilor din apropierea lojelor carpelare. Acest aspect se datoreşte acumulării unui lichid bogat în sorbitol în spaţiile intercelulare.

Mecanismul de apariţie al acestei dereglări fiziologice constă în hidroliza rapidă a amidonului din fructe, sub influenţa temperaturilor ridicate. Aceasta determină creşterea potenţialului osmotic al celulelor din fructe şi absorbţia apei bogate în sorbitol din frunze. Activitatea sorbitol-dehidrogenazei din fructe este afectată, ceea ce diminuează transformarea sorbitolului în glucoză. Apa cu sorbitol se acumulează în spaţiile intercelulare, dar nu s-a precizat cauza care determină ieşirea apei din celule.

Se apreciază că un rol important în apariţia acestei dereglări fiziologice îl are şi calciul. Prezenţa soluţiei respective în spaţiile intercelulare o perioadă mai îndelungată determină brunificarea ţesuturilor, ca urmare a condiţiilor de anaerobioză create.

Seceta urmată de o perioadă ploioasă şi călduroasă generează crearea de cavităţi în tuberculii de *Solanum tuberosum* sau în rădăcinile metamorfozate de *Raphanus sativus*.

Adaptarea plantelor la stresul hidric se realizează pe mai multe căi. O primă reacţie constă în scăderea potenţialului hidric celular ca urmare a pierderii unei părţi din apa din celule, cât şi a acumulării în vacuole a glucozei, fructozei, zaharozei, fructanilor, acizilor organici, aminoacizilor şi a ionilor. În cazul a 10 familii de *Caryophyllaceae* s-a constatat înlocuirea antocianilor cu betalaine, iar la numeroase specii — acumularea aminelor secundare, terţiare şi a poliolilor (Hanson ş.a., 1994). Acumularea acestor substanţe asigură plantelor capacitatea de a absorbi cantităţile mici de apă din solurile secetoase. Rolul prolinei în stresul hidric este controversat. Aspinall şi Page (1981) consideră că prolina poate să contribuie la ajustarea osmotică, să servească protector al enzimelor şi să fie implicată în protecţia membranelor.

În condiţii de secetă are loc creşterea densităţii cerurilor epicuticulare, care determină diminuarea intensităţii transpiraţiei cuticulare.

Pilozitatea de pe suprafaţa frunzelor reflectă radiaţiile cu lungimea de undă cuprinsă între 400 şi 700 nm, cauzând scăderea temperaturii acestora, iar perii morţi reţin vaporii de apă, reducând intensitatea transpiraţiei.

Frunzele uşor deshidratate îşi modifică poziţia, se apleacă, ceea ce reduce cantitatea de radiaţii interceptate, încălzirea frunzelor şi pierderea apei prin transpiraţie. La unele specii ierboase se realizează răsucirea frunzelor ca urmare a modificării turgescenţei celulelor buliforme din epiderma superioară, creşterea grosimii cuticulei, scăderea numărului de stomate, acumularea în pereţii celulari a hemicelulozelor sub formă de gel care reţine apa, iar într-o fază avansată, suprafaţa foliară se reduce prin abscisia frunzelor.

Efectul secetei se manifestă la nivelul rădăcinilor şi prin biosinteza acidului abscisic, care induce închiderea stomatelor. În paralel are loc şi modificarea expresiei genelor şi biosinteza unor polipeptide cu greutatea moleculară de aproximativ 28 kDa, care se presupune că intervin în procesul de adaptare la stresul hidric.

Excesul de apă din sol determină saturarea celulelor plantelor cu apă şi închiderea hidropasivă a stomatelor. Ca urmare, se reduce absorbţia apei şi a substanţelor minerale din sol, translocarea substanţelor asimilate, fotosinteza şi activitatea enzimatică.

Excesul de apă generează condiţii de anaerobioză la nivelul rădăcinilor, ceea ce determină blocarea procesului de respiraţie aerobă şi trecerea la biodegradarea glucidelor pe cale anaerobă. În acest proces se produce o cantitate redusă de energie biochimică (2 moli de ATP), care permite supravieţuirea rădăcinilor o perioadă scurtă de timp.

În perioada de tranziţie de la respiraţia aerobă la biodegradarea anaerobă a glucidelor s-a constatat modificarea expresiei genelor care a condus la biosinteza de noi proteine, ce pot reprezenta enzimele implicate în acest proces.

Produşii finali ai biodegradării anaerobe a glucidelor sunt aldehida acetică şi alcoolul etilic. Acumularea acestor substanţe până la pragul de toxicitate pentru celule determină moartea acestora.

Simptomele externe ale excesului de apă constau în îngălbenirea frunzelor, ofilirea plantelor şi încetarea creşterii. În cazul fructelor, excesul de apă se manifestă prin apariţia de crăpături la *Lycopersicon esculentum, Cerasus avium, Persica vulgaris, Prunus domestica* etc.

La plantele de *Zea mays* s-a constatat modificarea expresiei genelor care a determinat blocarea biosintezei proteinelor preexistente şi sinteza a 4 polipeptide cu greutatea moleculară de circa 30 kDa (polipeptide de tranziţie). Ulterior s-a constatat biosinteza a 20 de proteine care reprezintă enzime ca: alcool dehidrogenaza, aldolaza, enolaza, glucozofosfat izomeraza, piruvat decarboxilaza, care inter-

vin în ciclul glicolitic şi în biodegradarea anaerobă a glucidelor. Una dintre enzime, similară cu xiloglucan endotransferaza, este implicată în formarea aerenchimurilor prin care aerul atmosferic poate fi transportat spre rădăcină (Sachs ş.a., 1996).

5.2.Rolul fiziologic al substanţelor minerale

Absorbţia substanţelor minerale din soluţia solului este selectivă, iar acumularea lor diferă în funcţie de organul plantelor. Astfel, unele elemente minerale ca: fierul, zincul, cuprul, nichelul, plumbul, manganul, vanadiul, clorul etc. sunt reţinute preferenţial în rădăcină, în timp ce potasiul şi calciul sunt transportate preferenţial spre tulpină.

Acumularea elementelor minerale este dependentă în principal de concentraţia soluţiei solului şi de interacţiunile dintre aceste elemente.

Numeroase lucrări de sinteză, ca cele elaborate de Lauchli şi Bieleski (1983), Wilkins (1985), Salisbury şi Ross (1991), Sebanek (1992) etc., subliniază rolul fiziologic al substanţelor minerale.

Elementele minerale au multiple funcţii fiziologice:

- intră în compoziţia unor substanţe organo-minerale care au rol plastic: fosforul şi magneziul în fitină, fosforul în fosfolipide, calciul în protopectină, azotul în proteine etc.;
- intră în compoziţia unor substanţe active, aşa cum sunt enzimele: molibdenul în nitratreductază, fierul şi sulful în nitritreductază, fosforul în carboxilază, cuprul în ascorbinoxidază şi tirozinază, zincul în alcooldehidrogenază, fosfatază, carboanhidrază, glutamicdehidrogenază etc.;
- intră în compoziţia unor vitamine: sulful în vitamina B_1;
- intră în compoziţia unor pigmenţi, ca de exemplu azotul şi magneziul în clorofilă, azotul în fitocrom şi numeroşi pigmenţi formează cu ionii chelaţi;
- intră în compoziţia substanţelor ce alcătuiesc lanţul transportor de electroni din procesele de fotosinteză şi respiraţie. Fierul intră în compoziţia citocromilor, cuprul în compoziţia plastocianinei, sulful în proteinele cu fier şi sulf etc.;
- participă la procesele de oxidoreducere, prin modificările de valenţă ale fierului, cuprului etc.;
- reprezintă transportori pentru energia biochimică care se stochează în legăturile macroergice ale acidului adenozin trifosforic;

- participă la procesul de descompunere a apei prin fotoliză: manganul;
- stimulează sau inhibă activitatea unor enzime: potasiul, calciul, zincul etc.;
- stimulează procesul de creştere: azotul, zincul;
- stimulează procesul de respiraţie: azotul;
- reglează potenţialul bioelectric celular prin modificarea concentraţiei ionilor din apoplast şi simplast;
- reglează potenţialul osmotic şi turgescenţa celulelor prin acumularea ionilor în vacuole şi, în special, al potasiului;
- participă la unele mişcări specifice ale plantelor, aşa cum sunt seismonastiile (potasiul) şi la închiderea şi deschiderea stomatelor (potasiul şi clorul).

Conţinutul optim de substanţe minerale din plante, care asigură creşterea acestora, variază cu specia. Valorile medii, raportate la substanţa uscată, sunt cuprinse între următoarele limite: 0,3–5 % pentru azot, 0,1–0,5 % pentru fosfor, 1,0–5,0 % pentru potasiu, 0,1–0,5 % pentru sulf, 0,15–0,35 % pentru magneziu şi 0,1–5,0 % pentru calciu (Marschner, 1995).

Determinarea gradului de aprovizionare cu substanţe minerale a plantelor se face prin analiza frunzelor sau a peţiolilor, metodă cunoscută sub denumirea de "diagnoză foliară". Cu ajutorul acestei metode s-au determinat nivelurile critice de aprovizionare, la care se pot manifesta simptome de carenţă sau de exces.

Aprovizionarea necorespunzătoare cu elemente minerale generează apariţia unor simptome caracteristice, care constituie indicatori pentru identificarea acestora. În acest scop se poate utiliza schema din *figura 5.1.*

Azotul se găseşte în proporţie de 80 % în compoziţia proteinelor, 10 % în cea a acizilor nucleici, 5 % în aminoacizi solubili şi 5 % în alţi compuşi azotaţi (Mengel şi Kirkby, 1978). Azotul intră în compoziţia substanţelor plastice (proteine citoplasmatice şi membranale), a substanţelor de rezervă (proteine de rezervă — aleuronă) şi a celor care transmit informaţia genetică (acizi nucleici).

Azotul se găseşte în unele specii şi sub formă anorganică (NO_3^-), acumulat în vacuole.

Azotul este absorbit sub formă de nitraţi, dar şi sub formă amoniacală şi organică. Transportul prin membranele plasmatice se realizează cu participarea unui transportor proteic care efectuează un transport simport cu 2–3 protoni (Crawford, 1985). În plantele de

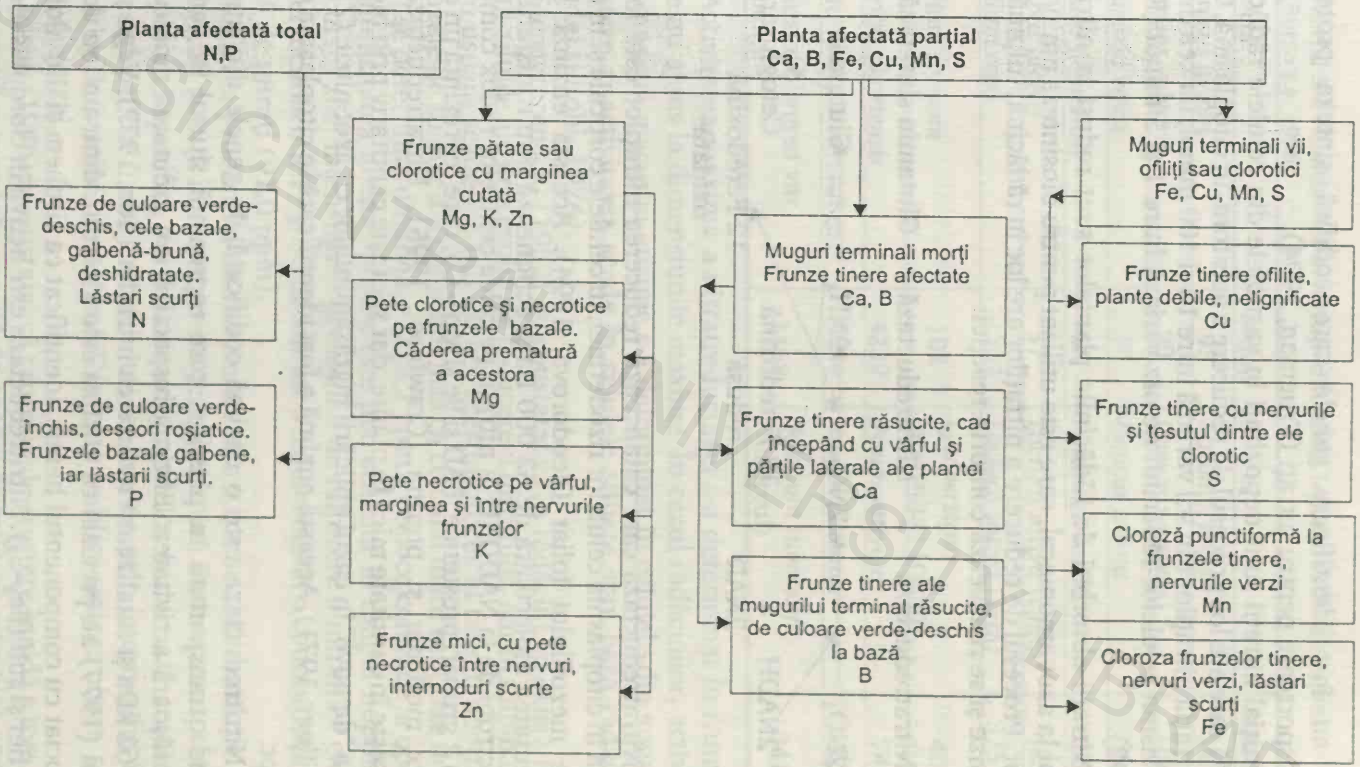


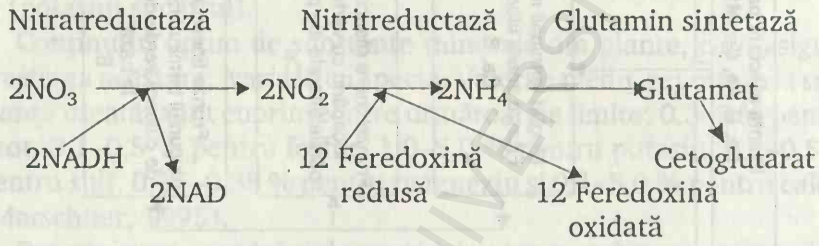
Fig. 5.1. Simptomele foliare ale carențelor de nutriție minerală a plantelor

BCU IAȘI CENTRALA UNIVERSITARĂ LIBRARY

orz au fost identificate genele care codifică sinteza proteinei transportoare pentru nitraţi (Trueman, 1994).

Iniţial nitraţii sunt depozitaţi în vacuolele din celulele rădăcinii, după care are loc procesul de reducere a acestora, în citoplasmă. Concentraţia nitraţilor din sol variază între 10 şi 100 mmol, iar cea din citoplasma celulelor rădăcinii de orz variază între 1 şi 5 mmol (King, 1992).

Nitraţii absorbiţi de rădăcinile plantelor sunt reduşi la nitriţi şi apoi la azot amoniacal, care este utilizat pentru biosinteza aminoacizilor. Procesul de reducere a nitraţilor are loc în rădăcină, tulpină sau frunze şi se realizează conform reacţiei:



Nitratreductaza care catalizează reducerea nitraţilor este localizată în citoplasma celulelor rizodermei, în celulele corticale şi în celulele mezofilului foliar (Feodorova, 1994). Această enzimă are greutatea moleculară de 62 000 Da şi acţionează prin transferul a 2 electroni de la NAD(P)H la nitraţi, pe calea centrelor redox compuse din 2 grupări prostetice: FAD şi Fe şi Mo – Co, care reprezintă un complex molibdat şi pterină (Crawford, 1995). Nitratreductaza se găseşte în cantitate mică în plante, dar sporeşte cantitativ prin biosinteza "de novo" în cazul aplicării îngrăşămintelor cu azot nitric (Zielke şi Filner, 1971). Această enzimă a fost identificată în citoplasma celulelor.

Nitritreductaza este o enzimă codificată de genele din nucleu, fiind transportată în plastide, care reprezintă situsul în care îşi desfăşoară activitatea. Enzima respectivă are greutatea moleculară de 62 kDa şi catalizează reducerea nitriţilor (Ida, 1977). Vega şi Kamin (1977) au precizat că enzima este alcătuită dintr-un ion de fier asociat cu componentul hemic, identificat ca sirohem şi din doi ioni de fier şi sulf (Fe_2–S_2). Nitritreductaza este activă în cloroplastele din frunze şi în plastidele din rădăcini.

Tabelul 5.1. **Conţinutul în nitraţi din unele legume şi fructe (ppm)** (Burzo ş.a. 1996)

Specia	Nitraţi	Specia	Nitraţi
Cerasus avium	95	*Cucumis melo*	348
Cerasus vulgaris	90	*Cucumis sativus*	168
Fragaria vesca	79	*Daucus carota*	86
Malus domestica	50	*Pastinaca sativa*	22
Rubus idaeus	57	*Lactuca sativa* (câmp)	483
Allium cepa	1504	*Lactuca sativa* (seră)	3751
Allium sativum	102	*Lycopersicon esculentum* (câmp)	40
Atriplex hortensis	4239	*Pisum sativum*	74
Beta vulgaris var. *rubra*	1054	*Rumex patentia*	2265
Brassica oleracea var. *capitata*	1468	*Solanum tuberosum* (tubercul)	341

Activitatea maximă a nitratreductazei s-a determinat în frunzele care au ajuns la dimensiunile maxime. În cazul rădăcinilor, activitatea maximă a acestei enzime s-a determinat în celulele din zona de creştere şi activitatea scade în celulele situate spre baza rădăcinii (Dudel şi Kohl, 1974).

Sterngroren ş.a. (1982) au constatat că în rădăcini nu există fluctuaţii zilnice ale procesului de reducere a nitraţilor, dar în tulpină are loc o uşoară scădere a intensităţii acestui proces în timpul nopţii. În frunzele de spanac s-a constatat însă că cea mai mare cantitate de nitraţi se determină dimineaţa (228,2 ppm), ceea ce conduce la opinia că intensitatea acestui proces este mai scăzută în timpul nopţii. Pe parcursul zilei intensitatea procesului de reducere a nitraţilor creşte astfel încât la ora 17 şi 30 de minute s-a determinat o concentraţie redusă de nitraţi (91,0 ppm).

Reglarea procesului de reducere a nitraţilor se realizează pe mai multe căi: nitraţii induc expresia genelor pentru sinteza transportorilor proteici specifici. Metabolismul glucidelor furnizează cetoacizii necesari pentru fixarea amoniului, iar lumina prin intermediul fitocromilor determină creşterea ARNm care codifică sinteza nitrat- şi nitritreductazei.

Lorenz (1976) a constatat că procesul de creştere rapidă a tomatelor necesită o cantitate sporită de azot şi asimilarea nitraţilor are loc

în proporţie de 80 % în frunze. Concentraţia redusă de azot din sol determină transferul acestui proces în rădăcină (Andrews ş.a., 1992), iar salinitatea are un efect similar.

Cantitatea de nitraţi din ţesuturile vegetale este mai mare în cazul speciilor la care reducerea nitraţilor se face în frunze şi când intensitatea luminoasă şi temperatura sunt mai scăzute (Beevers şi Hageman,1983). În funcţie de aceste condiţii, conţinutul în nitraţi al plantelor variază în limite largi după cum rezultă din datele prezentate în *tabelul 5.1.*

Determinările efectuate în diferite ţesuturi ale legumelor şi fructelor au evidenţiat următoarele:

În cazul rădăcinilor de morcov, conţinutul maxim de nitraţi a fost stabilit în ţesutul conducător (224 ppm). În rădăcinile de păstârnac conţinutul maxim de nitraţi a fost determinat în zona apicală (25 ppm), iar cel minim către baza acesteia. În sfecla roşie acumularea nitraţilor are loc în zona centrală a rădăcinii (1892 ppm), în timp ce în ţesuturile exterioare s-a determinat valoarea minimă (266 ppm). În tuberculii de cartof conţinutul maxim de nitraţi a fost determinat în ţesutul conducător (1892 ppm), în timp ce în ţesutul intern s-a determinat concentraţia minimă (226 ppm). Conţinutul în nitraţi din frunzele de salată cultivată în sere a scăzut dinspre frunzele exterioare ale căpăţânii (7080 ppm) spre cele interioare (623 ppm).

În funcţie de conţinutul legumelor şi fructelor în nitraţi, acestea au fost grupate în modul următor:

- cu conţinut ridicat de nitraţi (peste 1000 ppm): ceapă şi usturoi verde, sfeclă roşie, varză, lobodă, stevie, leuştean (frunze), salată de seră;
- cu conţinut mediu de nitraţi (100–1000 ppm): pepeni galbeni, castraveţi, salată de câmp, cartofi, ţelină;
- cu conţinut redus de nitraţi (sub 100 ppm): cireşe, vişine, căpşune, zmeură, morcovi, păstârnac, tomate, mazăre verde.

Nitraţii din ţesuturile vegetale pot forma cu aminele nitrozamine, substanţe potenţial cancerigene. Din această cauză, Organizaţia Mondială a Sănătăţii (OMS) recomandă să nu se depăşească consumul zilnic de 3,65 mg/kg corp, pentru nitraţi, ceea ce reprezintă 280 mg NO_3 pentru un om adult şi 0,133 mg/kg corp, pentru nitriţi, corespunzător la 10 mg NO_2 pentru un om adult.

Forma de transport a azotului este reprezentată de glutamină şi asparagină la plantele din familia *Gramineae,* glutamină la *Ranunculaceae,* asparagină la *Fagaceae,* arginină şi glutamină la *Rosaceae,* pro-

lină şi alantoină la *Papilionaceae*, betaină la *Chenopodiaceae* şi alantoină şi acid alantoic la unele soiuri de *Glycine*.

Azotul din ţesuturile vegetale stimulează sinteza şi transportul citochininelor, iar carenţa în azot intensifică transportul acidului abscisic din rădăcină (Goldbach, 1975).

Carenţa în azot se caracterizează prin cloroza frunzelor, începând cu cele de la baza tulpinii, şi prin creşterea încetinită a plantelor. Aceste simptome prezintă variaţii caracteristice, în funcţie de specie. Astfel, cloroza poate fi însoţită de o defoliere precoce. Frunzele sau organele de depozitare ale plantelor (tuberculi, rădăcini etc.) au dimensiuni mici şi din această cauză producţia este mult diminuată.

Excesul de azot stimulează mult creşterea plantelor, procesul de fotosinteză, întârzie maturarea, fructele sunt mari, cu fermitate redusă, fără aromă şi cu intensitatea respiratorie mare. Maturarea lemnului este întârziată şi, din această cauză, rezistenţa plantelor la îngheţ este redusă.

În cazul cerealelor, excesul de azot contribuie la diminuarea rezistenţei la cădere, la boli, ger şi secetă.

În cazul fructelor, excesul de azot inhibă biosinteza etilenei, apariţia culorii specifice, a aromei şi determină apariţia la mere a unei dereglări fiziologice denumită "pătarea amară" (*bitter pit*). Această dereglare fiziologică se manifestă sub forma unor pete mici, rotunde, uşor scobite, brunificate din cauza suberificării celulelor. Cauza o constituie excesul de azot care modifică potenţialul oxidoreducător din celulele epidermei şi a hipodermei, situate în dreptul terminaţiunilor fasciculelor vasculare. Prevenirea apariţiei acestei dereglări fiziologice se poate face prin aplicarea de stropiri foliare cu o soluţie de clorură de calciu cu concentraţia de 0,7 %.

Fosforul intră în compoziţia substanţelor plastice şi a celor de rezervă, a unor substanţe fiziologic active şi are un rol esenţial în transportul energiei biochimice. Principalele funcţii fiziologice ale acestui element sunt următoarele:

- intră în compoziţia acizilor nucleici, asigurând legătura dintre nucleotide şi dezoxiribonucleotide;
- ia parte la alcătuirea unor substanţe de structură, ca de exemplu a fosfoproteinelor şi a fosfolipidelor;
- intră ca parte componentă în molecula de fitină, care reprezintă o importantă proteină de rezervă;
- este component al unor enzime şi coenzime cum sunt: carboxilaza, FAD-ul şi NADP-ul;

- acumulează energia rezultată din procesul de fotosinteză şi respiraţie în legăturile macroergice ale ATP-ului, în fiecare legătură acumulându-se circa 30 kJ. În acelaşi timp, ATP-ul reprezintă forma de transport a energiei biochimice;
- participă la toate reacţiile de biosinteză care necesită energie biochimică: fotosinteză, biosinteza lipidelor, aminoacizilor, pigmenţilor, hormonilor etc.;
- stimulează înflorirea, fructificarea, depozitarea substanţelor de rezervă şi maturarea fructelor.

Se apreciază că fosforul este un element mineral mobil, care se translocă cu uşurinţă prin celulele plantelor şi prin ţesuturile conducătoare. Sub formă de fosfor anorganic, poate fi depozitat în vacuolele celulelor. Înainte de căderea frunzelor, fosforul este translocat în organele bianuale sau perene ale plantelor.

Carenţa în fosfor se întâlneşte mai rar şi aceste condiţii determină colorarea frunzelor în verde-închis, iar uneori înroşirea lor, ca urmare a biosintezei antocianilor. Extremităţile frunzelor se îngălbenesc, plantele rămân mici, sunt predispuse la cădere, iar producţia este scăzută, deoarece lipsa fosforului conduce la carenţa de azot. Mugurii laterali rămân în repaus sau mor, iar înflorirea este întârziată.

La *Zea mays*, carenţa în fosfor inhibă formarea stilelor şi a paniculului, iar la cerealele păioase întârzie fructificarea şi determină scăderea producţiei.

La *Raphanus sativus* şi la *Lycopersicon esculentum*, frunzele se înroşesc ca urmare a biosintezei antocianilor, în mod similar ca şi la *Zea mays*.

Excesul de fosfor măreşte numărul de spiculeţe sterile la *Triticum*, determină îngălbenirea prematură a frunzelor şi apariţia de necroze.

Potasiul este ionul cu cea mai mare pondere în ţesuturile vegetale. Absorbţia potasiului este reglată printr-un mecanism *feedback* şi se acumulează în vacuole.

Potasiul este principalul ion cu rol osmoreglator. Prin modificarea concentraţiei din vacuole se reglează turgescenţa celulelor, proces ce stă la baza mişcărilor seismonastice, nictinastice, precum şi a închiderii şi deschiderii stomatelor.

Potasiul participă şi la reglarea potenţialului de membrană şi a pH-ului celular, fiind principalul ion utilizat în transportul antiport cu protonii. Are, de asemenea, un rol stimulator asupra procesului de biosinteză a proteinelor (Lubin şi Ennis, 1964).

Prin rolul osmoreglator pe care îl are, potasiul participă la absorbţia apei prin rădăcină. De asemenea, stimulează acumularea glucidelor şi contribuie la creşterea rezistenţei la ger şi secetă a plantelor.

Potasiul stimulează activitatea enzimelor implicate în fotosinteză, respiraţie, cât şi a celor care catalizează biosinteza amidonului şi a proteinelor (Bhandal şi Malik, 1988). Din sinteza bibliografică efectuată de Win Jones şi Pollard (1983) rezultă că potasiul activează piruvatkinaza din *Zea mays* şi *Cucurbita pepo*, fructokinaza din *Pisum*, succinil CoA sintetaza din *Nicotiana tabacum*, fosforilaza din *Solanum tuberosum*, pirofosfatfosfohidrolaza din *Beta vulgaris* etc. Mecanismul prin care potasiul stimulează activitatea acestor enzime nu este precizat.

Carenţa în potasiu se manifestă tardiv, la frunzele mai în vârstă şi provoacă formarea de pete necrotice între nervuri sau pe marginea frunzelor, răsucirea acestora, precum şi încetarea diviziunii celulelor, a creşterii plantelor. Lignificarea pereţilor celulari este redusă, iar tulpina este lipsită de rigiditate. Înflorirea nu este afectată, dar procentul de cădere a florilor este mărit.

Acţiunea metabolică a potasiului este specifică şi poate fi înlocuit numai de sodiu în cazul speciilor *Zea mays* şi *Lycopersicon esculentum* (Lauchli şi Bieleski, 1983).

La plantele de *Lycopersicon esculentum*, carenţa de potasiu determină apariţia pe fructe a unor zone colorate în verde sau galben (pete ca ceara).

În cazul unui *exces de potasiu*, unele specii ca: *Solanum tuberosum* şi *Beta vulgaris* var. *altissima* cresc normal, însă dau produse de calitate inferioară, caracterizate prin exces de suber la tuberculi şi un procent redus de glucide, în rădăcinile de sfeclă de zahăr.

Calciul este absorbit din soluţia solului sub formă de cation bivalent, prin transport activ uniport (Ca^{2+} – ATP-ază), sau printr-un canal proteic care se închide când plasmalema este depolarizată şi se deschide la un potenţial de –100 mV (Huang ş.a., 1996).

Acest element se acumulează în principal în rădăcinile plantelor şi în frunzele bătrâne. După datele autorilor, frunzele exterioare ale speciei *Brassica oleracea* conţin de 12,2 ori mai mult calciu solubil comparativ cu cele interioare, mai tinere.

În celulele plantelor calciul se găseşte sub formă de pectat de calciu în lamela mediană, unde determină insolubilizarea pectinelor sub formă de oxalat, malat, citrat sau tartrat de calciu în vacuole, sau de-

pozitat în apoplast şi reticulul endoplasmatic. În citoplasmă se găseşte în cantităţi mai mici (Williamson, 1984). Concentraţia calciului din apoplast variază între 10^{-4} şi 10^{-3} mol, cea din simplast este în medie de 10^{-7} mol, concentraţia din vacuolă este de 10^{-3} mol, iar cea din reticulul endoplasmatic, care constituie un depozit pentru calciu, este de 50 μmol.

Homeostazia calciului este menţinută de către proteinele transportoare: Ca^{2+} – ATP-aza şi $Ca^{2+} - H^{+}$ antiport, pentru eflux şi canalele voltaice pentru calciu , pentru influx.

Multe specii de plante au mecanisme restrictive pentru influxul de calciu, cantitatea care pătrunde prin endoderma rădăcinilor spre xilem este redusă.

Calciul inhibă procesul de creştere şi determină scăderea permeabilităţii membranelor plasmatice.

Conţinutul de calciu din citoplasmă este menţinut la un nivel coborât (sub 1 mmol), prin exportul său activ prin plasmalemă, prin intermediul pompei Ca^{2+} – ATP-ază (Hepler şi Wayne, 1985). Calciul din citoplasmă formează cu proteina calmodulin un complex calmodulin-calciu, care stimulează activitatea unor enzime hidrolitice, ceea ce conduce la alterarea structurii celulare (Leshem, Halevy şi Frenkel, 1986). Complexul calmodulin-calciu reglează şi eliminarea calciului din citoplasmă spre apoplast.

Carenţele de calciu se manifestă la organele tinere, din cauza mobilităţii reduse a acestuia. Simptomele carenţei de calciu se caracterizează prin răsucirea frunzelor, aspect clorotic, diminuarea ritmului de creştere şi mortificarea mugurilor terminali.

În cazul fructelor de *Lycopersicon esculentum*, provenite din culturi în seră, carenţa de calciu favorizează putrezirea zonei pistilare a fructelor.

La *Solanum tuberosum* carenţa de calciu diminuează producţia de tuberculi. Lipsa acestui element inhibă activitatea amilazelor şi ca urmare se reduce ritmul de hidroliză a amidonului depozitat temporar în frunze şi transportul acestuia spre tuberculi.

Calciul are un efect antagonist faţă de acţiunea azotului, în apariţia pătării amare, prevenind apariţia acestei dereglări fiziologice la mere, iar în caz de carenţă determină suberificarea şi crăparea epicarpului fructelor.

Excesul de calciu determină scăderea permeabilităţii membranelor plasmatice şi diminuarea creşterii fructelor. Poate cauza şi cloroza calcică, ca urmare a dereglării metabolismului fierului.

Sodiul este un element esenţial pentru plantele superioare (Brownell,1979), în care se acumulează în apoplast, vacuole şi în cantitate mai mică în citoplasmă. Este implicat în reglarea potenţialului osmotic celular şi în procesul de creştere la plantele halofite.

În cazul cerealelor sodiul poate înlocui potasiul în ceea ce priveşte funcţiile fiziologice.

În funcţie de răspunsul plantelor la aplicarea sodiului, Flowers şi Lauchli (1984) deosebesc:

- plante care nu răspund la aplicarea sodiului: *Zea mays, Lactuca sativa, Allium cepa, Solanum tuberosum, Glycine max, Spinacea oleracea;*
- plante la care este stimulată creşterea, prin adăugarea sodiului în condiţiile unui conţinut redus de potasiu: *Hordeum vulgaris, Avena sativa, Lycopersicon esculentum;*
- plante care răspund puţin la adausul de sodiu, în prezenţa potasiului: *Brassica oleracea, Pisum sativum, Gossipium spp., Raphanus sativus*;
- plante care răspund puternic la adăugarea sodiului, în prezenţa potasiului: *Beta vulgaris, Apium graveolens.*

Rolul fiziologic al sodiului nu este încă bine precizat.

Magneziul este component al ribozomilor şi cromozomilor (Metzler,1977), intră în compoziţia clorofilei şi a fitinei.

Unele enzime, ca de exemplu: fosfotransferaza sau ATP-aza, necesită magneziu pentru activarea lor. De asemenea, ionii de magneziu sunt necesari pentru activitatea normală a mitocondriilor şi a ribozomilor.

Conţinutul citoplasmei în ioni de magneziu este relativ ridicat şi variază în celulele bulbilor de *Allium cepa* între 2 şi 10 mmol (Macklon şi Sim, 1976).

Carenţa în magneziu blochează sinteza clorofilei, ceea ce determină cloroza frunzelor bazale, cu menţinerea culorii verzi a nervurilor frunzelor tinere. La *Zea mays* apar pe frunze pete sub forma unor dungi, dereglare fiziologică cunoscută sub denumirea de "tigrarea frunzelor". La *Malus* lăstarii desfrunziţi poartă în vârf doar câteva frunze, din care cauză dereglarea fiziologică este cunoscută sub denumirea "boala în penson". La *Spinacea oleracea*, frunzele capătă consistenţa hârtiei şi prezintă pe ele pete albicioase.

Sulful este utilizat în procesul de biosinteză a aminoacizilor: cistină, cisteină şi metionină; a sulfolipidelor, a coenzimei A, a vita-

minei B_1 , cât şi a proteinelor cu fier şi sulf care transportă electronii în procesul de fotosinteză.

Principala formă de transport a sulfului este cea anorganică şi se realizează prin simplastul celulelor rădăcinii.

Sulful activat de către ATP formează adenozin-5-fosfosulfat, care reacţionează cu acetilserina, formând cisteina. Aceasta participă la reglarea potenţialului redox. Două molecule de cisteină formează prin oxidare o moleculă de cistină, care prin reducere poate regenera cisteina.

Plantele cu cerinţe mari pentru sulf sunt: *Allium cepa, Helianthus annuus, Linum usitatissimum, Medicago sativa, Beta vulgaris, Pastinaca sativa, Trifolium pratense, Brassica oleracea* var. *capitata, Brasssica rapa* etc. Unii compuşi cu sulf intră în compoziţia substanţelor volatile, care conferă aroma lor caracteristică: metilmercaptanul în cazul plantelor crucifere şi sulfura de alil în cazul genului *Allium*.

Carenţele în sulf se manifestă la frunzele tinere şi se caracterizează prin diminuarea procesului de creştere, iar mezofilul are o culoare verde-deschis. Conţinutul în clorofilă a frunzelor este redus şi ca urmare intensitatea procesului de fotosinteză este scăzută, iar plantele sunt debile.

La plantele de porumb cloroza este localizată la ţesutul dintre nervuri, simptome ce pot fi confundate cu cele determinate de carenţele de fier sau de zinc.

Fierul se găseşte în plante sub formă de compuşi organominerali, intră în compoziţia enzimelor: catalază, peroxidază, superoxid-dismutază, în compoziţia feredoxinei, a citocromoxidazei, a citocromilor, precum şi a proteinelor cu fier şi sulf. De asemenea, intră în compoziţia proteinelor cu fier de tipul leghemoglobinei din bacteriorizele plantelor leguminoase.

Fierul este necesar pentru biosinteza clorofilei, catalizând legarea magneziului de nucleul porfirinic şi participă la procesele de oxidoreducere din celule, datorită însuşirii sale de a trece în mod reversibil de la forma bivalentă la cea trivalentă:

$$Fe^{2+} \underset{+e^- \ (reducere)}{\overset{-e^- \ (oxidare)}{\rightleftharpoons}} Fe^{3+}$$

Translocarea fierului este redusă, iar depozitarea acestuia în frunze se face sub forma unui complex cu proteinele: fitoferitină.

Carenţele în fier se manifestă în solurile cu pH-ul alcalin sau în prezenţa fosfatului care reduce absorbţia radiculară a fierului. Simptomele caracteristice constau în cloroza mugurilor terminali, a frunzelor tinere şi, în unele cazuri, prin brunificarea marginilor frunzelor. Mezofilul foliar are culoarea galbenă, apoi devine alb, iar nervurile se colorează în verde-intens.

Siliciul este un element esenţial din punct de vedere fiziologic, numai pentru anumite specii.

Se găseşte în cantitate mai mare în plantele monocotiledonate, unde se depozitează în peretele celular, pe care îl impregnează prin mineralizare. Astfel, conţinutul de siliciu din frunzele speciei *Zea mays* variază între 1,0 şi 4,0 %. Cantităţi mari de siliciu se găsesc în frunzele plantelor din familiile: *Cupresaceae, Equisetaceae, Gramineae* etc., contribuind la reducerea transpiraţiei cuticulare, la sporirea rezistenţei pasive a plantelor la penetrarea agenţilor patogeni, precum şi la creşterea rezistenţei plantelor la cădere.

Carenţa în siliciu la plantele de *Oryza* determină încetinirea creşterii, sporirea cu circa 30 % a intensităţii transpiraţiei, cauzând în acelaşi timp moartea frunzelor bătrâne (Miyakesi şi Takahashi,1985). La plantele de *Lycopersicon esculentum* rata creşterii s-a redus cu 50 %, iar la *Glycine* s-a acumulat o cantitate mare de fosfor, care a devenit toxică în condiţiile carenţei de siliciu.

Aluminiul se găseşte în frunze, în proporţie mai mică de 300 ppm şi este considerat a fi un element esenţial pentru plantele superioare. Se acumulează mai ales în frunzele bătrâne, iar la specia *Glycine max* cultivată pe soluri acide se acumulează în rădăcini (Sartain şi Kampratha, 1978).

Efectele *excesului* de aluminiu se manifestă în solurile acide, la nivelul rădăcinii, care îşi reduce creşterea (Alam şi Adams, 1979), iar activitatea meristematică este neregulată. Pe frunze apar simptome similare cu cele produse de carenţele în fosfor sau potasiu. De asemenea, aluminiul inhibă absorbţia calciului, favorizând apariţia simptomelor de carenţă în calciu.

La cereale se observă pete brune pe marginea frunzelor, cloroza frunzelor mature şi prezenţa unor rădăcini cu dimensiuni mici.

Dintre plantele cultivate s-au dovedit a fi tolerante la excesul de aluminiu din solurile acide: *Triticum, Hordeum, Glycine, Sorghum, Gossipium, Helianthus, Medicago* şi *Lycopersicon esculentum.*

Ionii de aluminiu pot inhiba diviziunea celulelor şi extensia pereţilor celulari.

Clorul se acumulează în cantitate mai mare în plantele halofite. Acumularea clorului la nivel celular are loc în apoplast, contribuind la realizarea potenţialului de membrană. Intră în compoziţia acidului 4-clorindolacetic care constituie o auxină naturală, este activator al ATP-azei şi stimulează creşterea speciilor: *Spinacea oleracea, Lactuca sativa, Gossipium* spp., *Beta vulgaris* var. *altissima, Lycopersicon esculentum*. Intensifică procesul de diviziune al celulelor din frunze, cât şi procesul de fotosinteză, prin efectul stimulator asupra fotolizei apei (Flowers, 1988).

Rolul fiziologic al clorului nu este încă bine precizat.

Cuprul intră în compoziţia unor enzime ca: ascorbinoxidază, tirozinază, aminooxidază, precum şi în compoziţia plastocianinei, substanţă transportoare de electroni în procesul de fotosinteză.

Cuprul stimulează activitatea polifenoloxidazei, precum şi biosinteza ligninelor. Participă, de asemenea, la procesele de oxidoreducere, datorită însuşirii lui de a trece de la forma monovalentă la cea bivalentă.

$$Cu^{2+} \underset{+e^- \ (reducere)}{\overset{-e^- \ (oxidare)}{\rightleftharpoons}} Cu^{+}$$

Carenţa în cupru se manifestă la mugurii terminali şi la frunzele tinere care au dimensiuni mici, culoare albastră-verzuie, sunt ofilite, dar fără pete sau cloroză. Tulpinile plantelor sunt debile din cauza că procesul de lignificare este inhibat.

În cazul cerealelor carenţa de cupru se manifestă la spice — au culoarea albă, la frunze — se răsucesc şi la internoduri — sunt scurte.

Dereglările fiziologice cauzate de nutriţia deficitară cu cupru sunt mai puţin răspândite, datorită faptului că prin stropirile cu zeamă bordeleză se aduce suplimentar cupru.

Borul se acumulează în rădăcini şi în frunzele bătrâne de unde este retranslocat în proporţie redusă. Ca urmare, simptomele de carenţă se manifestă în ţesuturile tinere.

Borul influenţează permeabilitatea membranelor plasmatice, translocarea glucidelor, diviziunea şi extensia celulară, diferenţierea celulelor, maturarea, germinarea polenului şi creşterea tubului polinic, acumularea auxinelor libere şi biosinteza acizilor nucleici (Burzo, 1969; Dugger, 1984; Salisbury şi Ross, 1991).

Carenţele în bor determină moartea meristemelor apicale ale tulpinii şi rădăcinii, frunzele tinere se colorează la baza lor în ver-

de-deschis, ulterior se răsucesc şi se brunifică. Lipsa acestui element mineral determină brunificarea inimii la *Beta vulgaris*, brunificarea inflorescenţelor la *Brassica oleracea* var. *botrytis*, iar la *Solanum tuberosum* tuberculii sunt mici şi deformaţi.

Dintre plantele monocotiledonate *Zea mays* şi *Hordeum vulgare* sunt sensibile la carenţa în bor, aceste specii îşi reduc creşterea şi în final mor.

Dintre speciile pomicole, genul *Malus* este cel mai sensibil la carenţa în bor, care se manifestă prin deformarea, suberificarea şi crăparea fructelor.

Carenţa în bor se manifestă mai frecvent pe solurile alcaline, unde borul devine inaccesibil pentru plante.

Zincul este o parte componentă a enzimelor: carboanhidrază, alcooldehidrogenază, glutamicdehidrogenază, fosfatază alcalină, hexokinază şi stimulează activitatea altor enzime ca: peroxidază, catalază,arginază, enolază etc. S-a constatat, de asemenea, că zincul stimulează sinteza triptofanului, precursor al auxinei şi de aceea în carenţele în zinc se produce inhibarea sintezei acestui hormon, precum şi a procesului de creştere. După Peive (1961), zincul influenţează pozitiv procesul de fotosinteză, reglează metabolismul glucidelor şi al proteinelor.

Carenţa în zinc se caracterizează prin inhibarea creşterii în lungime a lăstarilor, iar frunzele cu dimensiuni mici sunt dispuse la extremitatea ramurilor sub formă de rozetă. Frunzele prezintă o uşoară cloroză a ţesuturilor situate între nervuri şi cad precoce. Dereglarea fiziologică este cunoscută sub denumirea "boala frunzelor mici" şi se manifestă în mod deosebit la *Persica vulgaris* şi *Cerasus avium*. Când carenţa se manifestă în timpul înfloritului, fecundarea nu mai are loc, iar florile cad.

La *Zea mays* dereglarea fiziologică provocată de carenţa în zinc este cunoscută sub denumirea "albirea frunzelor".

Molibdenul este component al nitratreductazei şi stimulează fixarea azotului molecular pe cale microbiologică, atât de *Azotobacter*, cât şi de *Rhizobium*. Avdonin (1966), studiind rolul fiziologic al molibdenului, a constatat influenţa pozitivă pe care o are acest element asupra conţinutului în clorofilă, a procesului de fotosinteză, a acumulării proteinelor, amidonului, carotenilor şi a acidului ascorbic în frunze.

Molibdenul se acumulează în organele tinere şi în cele de reproducere, de unde poate fi retranslocat.

Carenţele în molibden se caracterizează prin dereglarea metabolismului azotatului, ceea ce determină reducerea creşterii plantelor, cloroza frunzelor şi înflorirea neregulată. Simptomele carenţei se pot manifesta atât la frunzele tinere, cât şi la cele bătrâne. La plantele leguminoase este inhibată fixarea simbiotică a azotului, iar vărzoasele şi, în special, conopida au frunzele deformate sau reduse la nervuri.

Manganul constituie o parte componentă a enzimelor: malatdehidrogenază şi hidroxilaminoreductază şi poate stimula activitatea fosfotransferazei, fosfatazei şi enolazei.

Manganul participă la procesele de oxidoreducere din celule, măreşte intensitatea procesului de fotosinteză şi a procesului de respiraţie. De asemenea, participă şi în procesul de fotoliză a apei.

Simptomele de carenţă constau în cloroza ţesuturilor dintre nervurile frunzelor bătrâne, iar limita dintre ţesuturile afectate şi cele sănătoase este difuză. Sunt afectate şi procesele de creştere, înflorire, fructificare.

La cereale simptomele se manifestă la baza frunzelor sub formă de pete care se deshidratează. La plantele speciei *Spinacea* carenţa se manifestă prin biodegradarea tilacoidelor din cloroplaste.

În cazul carenţei de mangan s-a constatat acumularea pentozelor, determinarea acestora fiind un indicator util pentru diagnosticarea carenţei respective.

Nichelul intră în compoziţia enzimei urează care catalizează biodegradarea ureei la dioxid de carbon şi amoniac. *Glycine max*, la care principala formă de transport a azotului o constituie ureidele, are o cerinţă mare faţă de acest element. De asemenea, este necesar şi sub forma ureazei, în cazul biodegradării bazelor purinice, pe calea ureidelor. Nichelul s-a dovedit a fi necesar şi speciilor *Hordeum vulgare, Lycopersicon esculentum* (Welch, 1981; Brown şi colab., 1987).

Cantităţile mai mari de 40 ppm sunt toxice, determinând cloroza şi necroza marginilor limbului foliar.

Metalele grele: Cd, Pb, Cu, Hg, Zn şi Ni se pot acumula în plante, cauzând dereglări ale proceselor metabolice. Acumulările sunt selective şi variază în funcţie de specie şi de pH-ul soluţiei solului. Astfel, în cazul cadmiului s-a constatat o acumulare mai intensă în salată, morcovi, vinete, porumb şi mai redusă în ridichi, sfeclă. De asemenea, acumulările sunt mai intense în cazul solurilor cu pH acid.

În ceea ce priveşte organul specific pentru depozitarea metalelor grele, s-a constatat existenţa unei variaţii în funcţie de specie. La alun cele mai mari cantităţi de cadmiu, plumb, zinc şi cupru s-au determi-

nat în ramuri. La alte specii depozitarea se face în frunzele bătrâne care se ofilesc şi cad, constituind astfel o cale de eliminare a acestor ioni din organele perene.

Cercetările efectuate relevă multiple efecte ale acţiunii metalelor grele.

Aceste elemente au afinitate pentru grupările SH libere, determinând inactivarea enzimelor care conţin aceste grupări şi în consecinţă toxicitatea lor. De asemenea, plumbul, cadmiul şi mercurul reacţionează rapid cu unii radicali liberi din proteine, determinând modificarea conformaţiei, stabilitatea şi funcţionarea acestora.

Cercetările efectuate de Cardona (1971) au precizat că plumbul inhibă activitatea succinic-dehidrogenazei şi transportul electronilor în membrana mitocondrială. Mercurul se leagă de gruparea tiol a transportorului fosfat, blocând transportul acestuia şi inhibă fosforilările oxidative, iar cadmiul inhibă fosforilările oxidative şi controlul respirator.

Metalele grele determină modificări ale permeabilităţii membranelor, probabil prin inhibarea activităţii ATP-azei. Plumbul poate produce aberaţii cromozomiale, care sunt intim legate de membrane.

Aluminiul poate altera procesul de mitoze din celulele meristemului apical al rădăcinilor.

Plumbul reduce intensitatea procesului de fotosinteză la plantele de floarea-soarelui (Bazzaz ş.a.,1974) şi a procesului de respiraţie la rădăcinile de porumb.

Toleranţa la concentraţiile sporite de metale grele se realizează pe mai multe căi.

Taylor (1987) subliniază importanţa excluderii metalelor grele din simplast, ca mecanism de toleranţă la Cu, Zn, Cd, Co, Fe şi Al.

La unele specii s-a constatat că toleranţa la concentraţiile sporite de metale grele din soluţia solului este asociată cu acumularea acestora în rădăcină şi inhibarea transportului spre organele aeriene (Urquhart, 1971).

Micorizele pot constitui o cale de excludere a metalelor grele din unele plante superioare sau acestea pot reţine ionii metalelor grele pe suprafaţa hifelor, sau le pot depozita în hife, reducând astfel concentraţia acestora din soluţia solului.

Plantele tolerante elimină prin rădăcină substanţe organice (acizi organici, glucide, aminoacizi, peptide, fenoli etc.), care determină precipitarea metalelor grele din soluţia solului, sub formă de chelaţi.

Plantele tolerante pot inactiva acţiunea toxică a metalelor grele prin legarea acestora de fitochelatine. În prezenţa metalelor grele este activată enzima fitochelatin sintază, care transferă una sau mai multe grupări γ-glutamil cisteinil de la peptidele bogate în cisteină la glutation, rezultând fitochelatinele. Metalele grele se leagă de grupările SH ale reziduurilor de cisteină, formând complexe stabile, cu greutatea moleculară de 3–10 kDa (Mohr şi Schopfer, 1995).

Inhibarea activităţii enzimatice de către metalele grele este evitată în plantele tolerante prin codificarea de către gene a sintezei unor enzime cu structura modificată (MacNair, 1977).

Stresul salin, determinat de excesul de ioni din sol, generează un potenţial hidric de –24 bari, care poate să determine un proces de exosmoză, care generează simptomele caracteristice pentru lipsa apei din sol. În acelaşi timp acumularea în celule a ionilor de sodiu sau de clor are un efect toxic, determinând inhibarea procesului de creştere şi a fotosintezei, intensificarea procesului de respiraţie, scăderea concentraţiei de citochinine şi creşterea celei de acid abscisic (Marschner, 1995). Sunt afectate, de asemenea, enzimele ciclului glicolitic, fosforilările oxidative şi încorporarea aminoacizilor în proteine. În cazul orzului cultivat într-o soluţie ce conţine 200 mmol NaCl, s-a constatat alterarea procesului de sinteză a proteinelor, ceea ce dovedeşte că şocul salin modifică expresia genelor (Hurkman şi Tanaka, 1996).

Sensibilitatea plantelor la stresul salin variază în funcţie de specie şi fenofază. Astfel, sfecla de zahăr este sensibilă la salinitate până la răsărit şi devine rezistentă ulterior. În schimb orezul, tomatele, grâul şi orzul sunt rezistente la salinitate în timpul procesului de germinare şi sensibilitatea lor creşte ulterior.

Staples şi Toennissen (1987) au precizat că unele specii sau soiuri pot exclude ionii toxici. Astfel, *Cicer arietinum, Glycine max*, soiul *Lee, Medicago sativa* etc. exclud sodiul din frunze, iar *Lupinus angustifolius, Glycine max*, soiul *Lee* etc. pot să excludă clorul.

Soiurile rezistente la salinitate se caracterizează prin acumularea unei cantităţi mai mici de clor şi sodiu şi printr-o cantitate mai mare de apă absorbită din soluţia salină a solului.

Adaptarea plantelor la condiţiile de salinitate se realizează prin eliminarea activă a sodiului prin rădăcină, acumularea acestuia în rădăcini sau la baza tulpinii, reducerea transportului sodiului şi a clorului prin tulpină şi prin depozitarea în vacuole, astfel încât se diminuează efectul toxic al acestor ioni asupra citoplasmei.

Pe parcursul adaptării plantelor la aceste condiţii, se produce creşterea suprafeţei membranelor plasmatice, ceea ce favorizează transportul ionilor, iar dimensiunile celulelor şi ale vacuolelor se reduc, evitându-se astfel acumularea unor cantităţi mari de ioni.

În unele specii s-a constatat biosinteza de substanţe osmotic active, prin acumularea cărora se evită procesul de exosmoză şi deshidratarea celulelor. Acest proces se realizează cu consum de energie biochimică. În cazul plantelor de *Nicotiana tabacum* s-a constatat acumularea unei polipeptide cu greutatea moleculară de 26 kDa, care a fost denumită "osmotin" şi care, după Lacy ş.a. (1996), este implicată în reglarea presiunii osmotice. Plantele din familia *Rosaceae* acumulează în celule sorbitol, cele din familia *Leguminosae* – pinitol, *Solanaceae* acumulează glicinbetaină, iar *Gramineae* – prolină. Rezultă deci că în adaptarea plantelor la stresul salin au loc schimbări în unele cicluri biochimice, care se pot realiza numai ca urmare a modificării expresiei genelor (Bohnert ş.a., 1995).

S-a constatat, de asemenea, că acumularea calciului în ţesuturi creşte toleranţă la salinitate, dar salinitatea inhibă absorbţia calciului, determinând apariţia simptomelor de carenţă.

Adaptarea plantelor la carenţa în substanţe minerale se realizează prin remobilizarea şi retranslocarea macroelementelor din frunzele mature spre cele tinere şi spre ţesuturile meristematice. Pot fi retranslocaţi la fel ionii din rădăcină şi din tulpină, precum şi din apoplastul celular.

Se pare că astfel de mecanisme nu există în cazul microelementelor şi calciului. Aceasta conduce la concluzia că existenţa carenţelor determinate de elementele respective este mai rară şi se manifestă numai în zone izolate, ceea ce împiedică realizarea unor mecanisme de adaptare la aceste condiţii.

Plantele rezistente la carenţa în elemente minerale se caracterizează printr-o valoare mare a raportului rădăcini/tulpini şi printr-o densitate şi lungime mai mare a perilor absorbanţi (Blum, 1988). De asemenea, genotipurile rezistente au capacitatea de a modifica proprietăţile chimice ale rizosferei, crescând gradul de accesibilitate a elementelor minerale deficitare. În ceea ce priveşte procesul de creştere şi metabolismul, s-a constatat că sunt puţin afectate în cazul plantelor rezistente la carenţa elementelor minerale din sol, iar acumularea substanţei uscate constituie un indicator pentru aprecierea acestei rezistenţe (Gerloff şi Gabelman, 1983).

Alam, S.M. şi *Adams, W.A.* – J. Plant. Nutr. 1979, 1, 365–375.

Aspinall, D. şi *Page, L.G.* – The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants. New York, 1981.

Avdonin, N.S. – Agrochimia. 1966, 3, 12–34.

Andrews, M. ş.a. – Ann. Bot. 1992, 70, 271–276.

Beevers, L. şi *Hageman, R.H.* – în Encycl. Plant. Physiol., vol. 15 A. Lauchli şi Bieleski edit. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983.

Bahandal,J.S. şi *Malik, C.P.* – Rew. Citol. 1988, 110, 205–254.

Bazzo ş.a. – Environ. Pollut. 1974, 7, 241–246.

Blum, A. – Plant. Breeding for Stress Environments. Boca Raton, 1988.

Bohnert, H.J. ş.a. – The Plant. Cell. 1995, 7, 1099–1111.

Brown, G.D. ş.a. – Plant. Physiol. 1987, 85, 801–803.

Brownell, P.F. – în Adv. in Bot. Res., vol. 7. Woolhouse edit. Londra, New York, 1979.

Burzo, I. – Cercetări asupra rolului unor elemente minerale în dezvoltarea şi metabolismul pomilor fructiferi. Teză de doctorat. Fac. de Biologie, Cluj-Napoca, 1969.

Cardona, E. – Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 1971, 136, 300–304.

Crawford, N.M. – The Plant. Cell. 1995, 7, 859–868.

Dugger, W.M. – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 15 B, Lauchly şi Bieleski edit. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1984.

Engvild,K.C. – Phytochemistry. 1986, 25, 781, 791.

Feodorova, E. ş.a. – Planta. 1994, 194, 279–286.

Flowers, T.J. şi *Lauchli, A.* – în Encycl. Plant. Physiol., vol. 15 B. Lauchli şi Bieleski edit. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1984.

Flowers, T.J. – Adv. in Plant. Nutr. 1988, 3, 55–57.

Gerloff, G.C. şi *Gabelman, W.H.* – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 15 B, Berlin, 1983, 454.

Goldbach, E. ş.a. – Physiol. Plant. 1975, 34, 138–140.

Hanson, A.D. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1994, 91, 306–310.

Hepler, P.K. şi *Wayne, R.O.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1985, 36, 397–439.

Hill, A.E. şi *Hill, B.S.* – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 2 B. Luttge şi Pitman edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

Huang, J.W. ş.a. – Plant. Physiol. 1996, 110, 561–569.

Hurkman W.J. şi *Tanaka, C.K.* – Plant. Physiol. 1996, 110, 971–977.

Ida, S. – J. Biochem. (Tokyo) 1977, 82, 915–918.

King, B.J. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 99, 1582–1589.

Lacy, D.R. ş.a. – Plant. Physiol. 1966, 110, 321–328.

Lauchli, A. şi *Bieleski, R.L.* – Encycl. Plant. Physiol, vol. 15 B. Berlin Heidelberg, New York, Tokyo,1983.

Leshem, Y.,Halevy, A. şi *Frenkel, C.* – Processes and Control of Plant. Senescence. Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo, 1986.

Lorenz, H. – Plant. and Soil. 1976, 45, 169–175.

Lubin, M. şi *Ennis, H.* – Biochim. Biophys. Acta. 1964, 80, 614–631.

Macklan, A.E.S. şi *Sim A.* – Planta, 1976, 128, 5–9.

Marschner, H. – în Encycl. Plant. Physiol., vol. 15 A. Lauchli şi Bieleski edit. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983.

Marschner, H. – Mineral Nutrition in Higher Plants. Londra, 1995.

Mengel, K şi *Kirkby, E.A.* – Principles of Plant. Nutrition. Berna, 1978.

Metzler, D.E. – Biochemistry. Londra, New York, 1977.

Miyake, Y. şi *Takahashi, E.* – Soil Sci. and Plant. Nutr. 1985, 31, 625–636.

Mohr, H. şi *Schopfer, P.* – Plant. Physiology. Berlin, Heidelberg, New York, 1995.

Peive, I.V. – Analele Româno–Sovietice, 1961, 3, 9–27.

Sachs, M. ş.a. – J. Exp. Bot. 1966, 47, 17–23.

Salisbury, F.B. şi *Ross, C.W.* – Plant. Physiology. Belmont, California, 1991.

Sartain, J.B. şi *Kamprath, E.J.* – Agron. J. 1975, 70, 17–20.

Schiff, L. – în Encycl. Plant. Physiol., vol. 15 A. Lauchli şi Bieleschi edit. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983.

Seckback, J. – J. Plant. Nutr. 1982, 5, 369–394.

Staples, R.C. şi *Toennissen, G.H.* – Salinity tolerance in plants. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, 1987.

Taylor, G.J. – J. Plant. Nutr. 1987, 10, 1213.

Tamura, G. – Agric. Biol. Chem. 1976, 40, 637–638.

Teotia, M.G. ş.a. – J. Food. Sc. Technol, vol. 25. 1988, 5, 272–275.

Trueman, L.J. ş.a. – Fourth Int. Congr. Plant. Mol. Biol. Amsterdam, 1994, Rez. 1007.

Urquhart, C. – Heredity. 1971, 26, 19.

Vega, J.M. şi *Kamin, H.* – J. Biol. Chem. 1977, 252, 896–909.

Welch, R.M. – J. Plant. Nutr. 1981, 3, 345–356.

Williamson, R.E. – Plant. Cell Environ. 1984, 7, 431–440.

Win-Jones, R.G. şi *Pollard, A.* – în Encycl. Plant. Physiol., vol. 15 B. Lauchli şi Bieleski edit. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983.

Zielke, H.R. şi *Filner, P.* – Biochem. J. 1971, 119, 715–725.

BCU IAŞI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

B.C.U. „M. EMINESCU" IAȘI
BIOLOGIE

Capitolul 6
Fotosinteza

Procesul prin care plantele autotrofe sintetizează primii compuşi organici din dioxid de carbon şi apă cu ajutorul energiei provenite din radiaţiile solare şi în prezenţa clorofilei este cunoscut sub denumirea de *fotosinteză* sau *asimilaţie clorofiliană*.

Ecuaţia globală a acestui proces este următoarea:

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O \xrightarrow[\text{clorofilă}]{\text{lumină}} C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

6.1. Organul şi organitul specializat pentru fotosinteză

Frunza reprezintă organul specializat în care se realizează procesul de fotosinteză. Aceasta are o structură specifică, adaptată pentru desfăşurarea acestui proces, care constă în:

- suprafaţă aplatizată capabilă să recepţioneze o cantitate mare de radiaţii luminoase;
- epidermă prevăzută cu stomate, prin care se face schimbul de gaze între frunze şi mediu;
- structură bifacială: parenchimul asimilator fiind diferenţiat în parenchim palisadic cu rol fotosintetic şi parenchim lacunar, cu rol în schimburile gazoase. La plantele cu tip fotosintetic C_4 , mezofilul frunzelor este omogen, iar în jurul vaselor conducătoare se află ţesutul asimilator perivascular;
- prezenţa fasciculelor libero-lemnoase (nervuri) care transportă apa şi substanţele minerale spre celulele mezofilului foliar şi seva elaborată spre toate organele plantelor;
- prezenţa organitelor specializate în care se desfăşoară procesul de fotosinteză: cloroplastele, al căror număr variază într-o celulă între 20 şi 60, în cazul plantelor de *Spinacea* (Butterfass, 1979).

Adaptările pe care le prezintă cloroplastele pentru desfăşurarea procesului de fotosinteză sunt legate de suprafeţele mari ale membranelor tilacoide şi de prezenţa pigmenţilor clorofilieni.

Se apreciază că suprafaţa acestor membrane din cloroplastele frunzelor de pe un hectar cu lucernă este de 170 de ori mai mare faţă de suprafaţa frunzelor. În cazul unui fag această suprafaţă este de circa 100 de ori mai mare. Numai suprafaţa mare a membranelor tilacoide, respectiv suprafaţa mare de contact cu dioxidul de carbon, poate explica absorbţia acestuia, în condiţiile concentraţiei atât de scăzute din atmosferă (aprox. 0,03%).

Membranele tilacoide au structura asemănătoare cu cea a membranelor plasmatice, adică sunt alcătuite dintr-un strat dublu de galactolipide în care sunt încorporaţi pigmenţi (clorofile, caroteni şi xantofile), substanţe transportoare de electroni şi pompe de protoni.

Pigmenţii care se găsesc în cloroplaste diferă în ceea ce priveşte compoziţia chimică. În plantele verzi există clorofilă, în algele roşii — ficoeritrină, în algele albastre — ficocianină şi în unele bacterii — bacterioclorofilă.

Clorofila este alcătuită din 4 nuclee pirolice care formează nucleul porfirinic, ce are la centru un atom de magneziu. De nucleul porfirinic se leagă fitolul ($C_{20}H_{39}OH$), care este alcoolul unei hidrocarburi

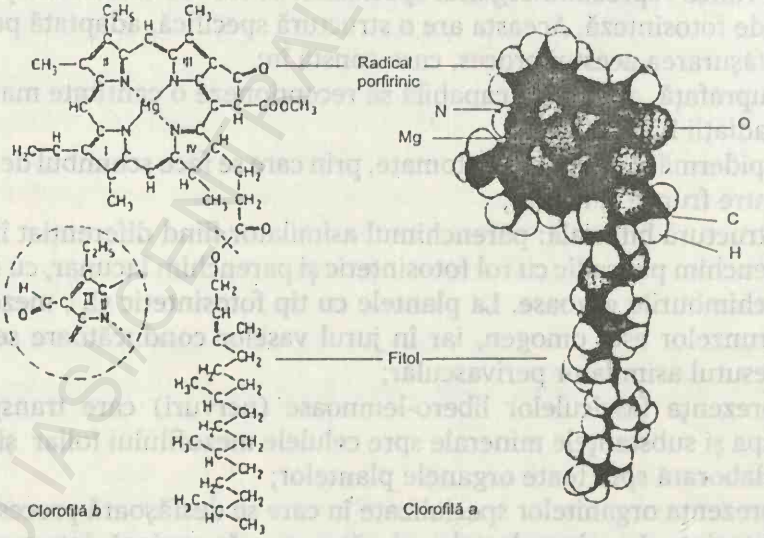


Fig. 6.1. Structura moleculei de clorofilă

superioare *(Fig. 6.1.)*. Dintre clorofile cele mai răspândite sunt clorofila *a* (C_{55} H_{72} O_5 N_4 Mg) şi clorofila *b* (C_{55} H_{70} O_6 N_4 Mg).

Clorofila *a* are o grupare metilică (CH_3), în timp ce clorofila *b* are o grupare aldehidică (CHO). Raportul dintre clorofila *a* şi *b* este de 3/1 şi poate creşte în cazul plantelor heliofile, iubitoare de lumină.

Pigmenţii carotenoizi sunt reprezentaţi în principal de carotină (C_{40} H_{56}) şi xantofilă (C_{40} H_{56} O_2).

Carotina este alcătuită dintr-un lanţ de carboni cu legături dublu conjugate, care are la capete câte un ciclu ionic. Carotenii pot absorbi radiaţiile luminoase din zona albastră a spectrului (400–600 nm) şi energia absorbită o pot transfera pigmenţilor clorofilieni. În acelaşi timp au şi rol în fotoprotecţie, în absenţa carotenilor plantele suferă leziuni determinate de procesul de fotooxidare.

Biosinteza pigmenţilor se realizează în cicluri biochimice diferite, în funcţie de compoziţia lor chimică.

Pigmenţii clorofilieni se biosintetizează în cloroplaste în ciclul acidului γ-aminolevulinic. Până nu demult s-a considerat că prin condensarea aminoacidului glicină cu succinil CoA (produs intermediar al ciclului Krebs), în prezenţa enzimei acid 5-aminolevulinic sintază, se formează acidul γ-aminolevulinic. În prezent s-a constatat că acidul glutamic este activat prin legarea de ARMt, rezultând glutamil-ARNt, care se reduce la glutamat 1-semialdehidă. În prezenţa glutamatsemialdehidă aminotransferază, din acest compus se formează acidul 5-aminolevulinic. Două molecule de acid γ-aminolevulinic formează o moleculă de porfobilinogen, iar patru molecule de porfobilinogen dau naştere nucleului tetrapirolic al uroporfirinogenului. Prin legarea magneziului de nucleul tetrapirolic se formează Mg-porfirina, care se esterifică cu fitolul formând clorofila *a*.

Clorofila suferă un proces continuu de biosinteză şi biodegradare. Ca urmare a desfăşurării acestor procese, clorofila se reînnoieşte permanent, într-un ritm de 40 % pe parcursul a 2–3 zile.

Pigmenţii carotenoizi se biosintetizează în cloroplaste şi cromoplaste, prin ciclul mevalonat, din acetil CoA rezultată din biodegradarea glucidelor şi lipidelor. Procesul de biosinteză cuprinde numeroşi compuşi intermediari dintre care cei mai importanţi sunt: mevalonatul, izopentil pirofosfatul, geranil pirofosfatul, fitoenul, licopenul şi carotenul.

Procesul de biosinteză a pigmenţilor carotenoizi este codificat de genele nucleare PSY 1, PDS, LYC etc. În timpul acestui proces s-a constatat creşterea conţinutului de ARNm ce codifică enzimele implicate

în ciclul biosintetic respectiv, aşa cum sunt fitoen sintaza şi fitoen desaturaza (Bartley şi Scolnik, 1995).

Factorii care influenţează procesul de biosinteză a pigmenţilor sunt:

- lumina — un factor hotărâtor pentru biosinteza clorofilei. Prin intermediul fitocromului şi al criptocromului se induce transcripţia genelor Lhcb care codifică biosinteza enzimelor implicate în sinteza clorofilei (Furbank şi Taylor, 1995);
- temperatura optimă pentru biosinteza clorofilei este 26–28°C, pentru biosinteza licopenului — de 16–22°C, iar pentru caroten 25–29°C. Temperatura minimă pentru biosinteza clorofilei variază în funcţie de specie între 2 şi 4 °C la grâu şi 8 °C la măr. Temperatura maximă pentru desfăşurarea procesului de biosinteză a pigmenţilor este de 48 °C pentru clorofilă şi 38–40 °C pentru licopen;
- oxigenul este necesar pentru reacţiile de oxidare care au loc pe parcursul procesului de biosinteză a pigmenţilor;
- substanţele minerale constituie un factor esenţial pentru biosinteza pigmenţilor. Azotul şi magneziul intră în compoziţia clorofilei, iar chelaţii cu fier, cobalt şi zinc catalizează legarea magneziului şi formarea Mg-protoporfirinei.

6.2. Rolul luminii în procesul de fotosinteză

Lumina este esenţială pentru desfăşurarea procesului de fotosinteză, energia luminoasă solară fiind transformată în acest proces în energie biochimică.

Lumina reprezintă radiaţiile electromagnetice emise de corpurile incandescente şi care sunt alcătuite din fotoni. Lumina albă este alcătuită din totalitatea radiaţiilor care alcătuiesc spectrul vizibil *(Fig. 6.2.)* având următoarele lungimi de undă:

Violet — 400–450 nm
Indigo — 400–450 nm
Albastru — 450–500 nm
Verde — 500–570 nm
Galben — 570–590 nm
Oranj — 590–610 nm
Roşu — 610–700 nm

Energia fotonilor este invers proporţională cu lungimea de undă a radiaţiilor luminoase. Astfel, fotonii radiaţiilor albastre au o energie de 297 kJ, în timp ce radiaţiile roşii au o energie de numai 159 kJ.

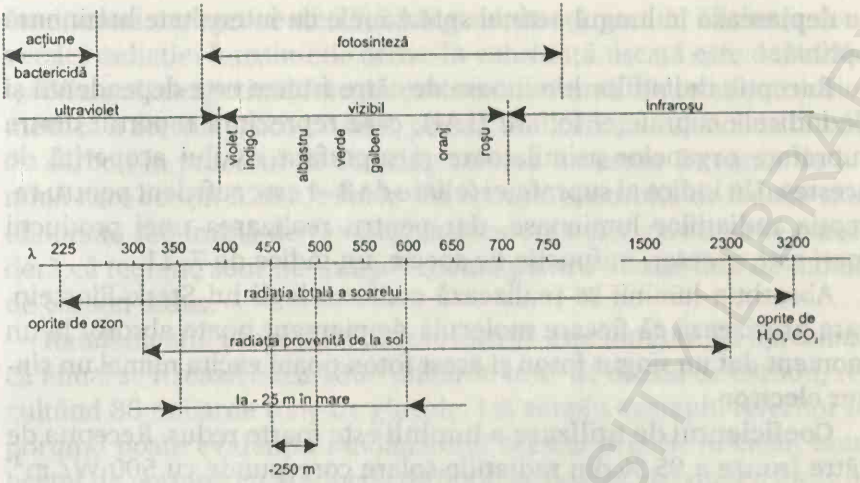


Fig. 6.2. Compoziţia spectrală a luminii solare

Unitatea de măsură internaţională pentru energia fotonilor este joulul (J) şi einsteiniul (Es), care reprezintă energia conţinută într-un mol de fotoni.

Radiaţiile albastre care au cea mai mare cantitate de energie determină realizarea unui maxim fotosintetic. Radiaţiile roşii constituie culoarea complementară pentru pigmenţii verzi clorofilieni. Din această cauză cuantele radiaţiilor roşii care au masa cea mai mică sunt mai bine absorbite de moleculele de clorofilă din cele mai multe specii de plante, eficienţa maximă a fotosintezei realizându-se în acest domeniu (Inada, 1976).

Emerson (1950) a constatat că radiaţiile luminoase cu lungimea de undă mai scurtă, recepţionate concomitent cu radiaţiile roşii, determină o rată fotosintetică mai mare decât suma celor două rate fotosintetice luate individual. Acest efect de sinergism este cunoscut sub denumirea de "efectul Emerson".

Radiaţia fotosintetic-activă (PAR) reprezintă regiunea spectrului electromagnetic care induce fotosinteza şi include radiaţiile cu lungimea de undă cuprinsă între 400 şi 700 nm (Kubon, 1973). Absorbţia radiaţiilor din spectrul vizibil se realizează cu viteze mari, apropiate de viteza luminii şi variază în funcţie de lungimea de undă.

În funcţie de intensitatea luminii, cloroplastele se deplasează aşezându-se cu axul longitudinal sau transversal, pe direcţia sursei de radiaţii. Cloroplastele fixate de moleculele de miozină din citoschelet

se deplasează în lungul actinei spre zonele cu intensitate luminoasă optimă.

Recepţia radiaţiilor luminoase de către frunze este dependentă şi de indicele suprafeţei foliare (LAI), care reprezintă raportul dintre suprafaţa organelor asimilatoare şi suprafaţa solului acoperită de acestea. Un indice al suprafeţei foliare de 3–4 este suficient pentru recepţia radiaţiilor luminoase, dar pentru realizarea unei producţii mari este necesar, în funcţie de specie, un indice de 7–11.

Absorbţia luminii se realizează conform legii lui Stark–Einstein, care precizează că fiecare moleculă de pigment poate absorbi la un moment dat un singur foton şi acest foton poate excita numai un singur electron.

Coeficientul de utilizare a luminii este foarte redus. Recepţia de către frunze a 95 % din radiaţiile solare corespunde cu 500 W/ m^2. Frunzele de sfeclă pentru zahăr sunt saturate dacă radiaţiile fotosintetic active (PAR) recepţionate sunt de aproximativ 300 W/ m^2, iar cele de grâu, în cazul recepţionării a 250 W/ m^2 (Montesth, 1981).

Plantele cu frunze orizontale recepţionează cea mai mare parte a radiaţiilor cu cele din vârful plantei, în timp ce plantele cu frunze înclinate lasă să pătrundă o parte din radiaţii la interiorul şi spre baza coroanei.

Se apreciază că din cantitatea totală de lumină căzută pe o frunză (100 %), numai 1,5–3,0 % este utilizată în procesul de fotosinteză, iar restul este reflectată, trece prin frunză, este pierdută sub formă de căldură sau este utilizată în procesul de transpiraţie sub forma căldurii latente de vaporizare.

Valoarea coeficientului de utilizare a energiei luminoase prezintă variaţii de la specie la specie, în funcţie de particularităţile morfo-anatomice şi fiziologice ale plantelor.

După Hay şi Walker (1979), coeficientul de utilizare a radiaţiilor fotosintetic active (PAR) este 4,3 la porumb şi 8,8 la sfecla pentru zahăr. Hay şi Walker (1992), făcând o sinteză a rezultatelor obţinute în diferite ţări, evidenţiază variaţia foarte mare a valorii acestui coeficient. Astfel, sorgul şi porumbul cultivat în California au un coeficient de utilizare a radiaţiilor solare de 6,2% şi, respectiv, 4,3%. Trestia pentru zahăr cultivată în Hawai are valoarea acestui coeficient de 7,7%, iar orezul şi soia cultivate în Japonia au valoarea de 6,2% şi 7,7%.

Montesh (1977) a calculat că în condiţiile unei acumulări medii de 1,4 g substanţă uscată pentru 1 mJ radiaţie solară interceptată şi a

unei valori energetice de 17,5 kJ/g substanţă uscată, eficienţa conversiei radiaţiei fotosintetic active în substanţă uscată este de 4,9%.

Bilanţul energetic al fotosintezei se calculează din relaţia stoichiometrică a acestui proces. Astfel, pentru reducerea unui mol de dioxid de carbon în procesul de fotosinteză sunt necesare 3 cuante de lumină care conţin 528 kJ. Parte din energia absorbită de frunze este eliminată sub formă de căldură, fluorescenţă etc., de aceea se consideră că teoretic sunt necesare 8 cuante pentru fiecare mol de dioxid de carbon redus.

Randamentul procesului de fotosinteză este uimitor. Se apreciază că anual se fixează circa 1300 miliarde tone de dioxid de carbon, rezultând 80 miliarde tone de glucide. Un simplu exemplu referitor la porumb poate evidenţia randamentul acestui proces. În cazul unui hectar de porumb cu producţia de 5000 kg boabe, activitatea fotosintetică se concretizează în acumularea a 3400 kg amidon, 500 kg proteine şi 200 kg lipide, a căror valoare energetică depăşeşte 75 milioane kJ.

Eficienţa maximă a fotosintezei se realizează când ambele fotosisteme recepţionează un număr egal de fotoni (Salisbury şi Ross, 1991). Melis şi Brown (1980) au constatat că cele două fotosisteme sunt egale ca proporţie, dar activitatea lor este diferită în plantele heliofile şi ombrofile. Astfel, raportul dintre activitatea fotosistemului II şi a fotosistemului I variază între 0,43 şi 4,1, cea mai mare valoare fiind determinată la plantele expuse la lumină puternică.

Rolul luminii în sinteza enzimelor implicate în procesul de fotosinteză a fost studiat mai recent. Lumina prin intermediul fitocromului şi a criptocromului induce transcrierea genelor care codifică biosinteza enzimei "cheie" a procesului de fotosinteză: ribulozo-1,5-difosfat carboxilază (Fusbank şi Taylor, 1995) şi a proteinelor din antenele fotoreceptoare. Biosinteza acestei enzime este codificată de genele rbc-S localizate în nucleu şi de genele rbc-L localizate în cloroplaste (Gutteridge şi Gatenby, 1995). Subunităţile polipeptidice S, codificate de genele rbc-S din nucleu, au dimensiuni mai mici şi sunt biosintetizate în citoplasmă. Acestea sunt transportate în cloroplast unde întâlnesc subunităţile L , codificate de genele rbc-L din cloroplast. Subunităţile polipeptidice L au dimensiuni mai mari şi sunt asociate cu o proteină chaperonin cu greutatea moleculară de 60 kDa, care catalizează asocierea acestora cu subunităţile S şi asamblarea holoenzimei.

În plantele cu tipul fotosintetic C4, genele rbc-L se găsesc şi în celulele mezofilului şi ale tecii perivasculare. În aceste plante lumina are şi rolul de a bloca acumularea enzimei ribulozo-1,5-difosfat carboxilază în celulele mezofilului.

Lumina, prin intermediul fitocromului şi al criptocromului, determină şi expresia genelor Lbcb, care codifică sinteza proteinelor din antenele fotoreceptoare ale fotosistemului II. Lumina constituie un factor determinant şi în biosinteza pigmenţilor clorofilieni. La întuneric se formează protoclorofilă, care este redusă la clorofilă, în prezenţa enzimei clorofil sintetază. Protoclorofila este incoloră şi nu poate absorbi radiaţiile fotosintetic active, având rolul unui fotoreceptor cu absorbţia maximă la lungimea de undă de 650 nm (Fosketh, 1994).

6.3. Mecanismul procesului de fotosinteză

Procesul de fotosinteză se realizează cu participarea a numeroase substanţe, care se găsesc în tilacoide şi alcătuiesc structuri specifice.

Pigmenţii fotoreceptori din tilacoidele cloroplastelor şi ale granei sunt grupaţi formând două fotosisteme, fiecare fiind alcătuit din antene fotoreceptoare şi centre de reacţie.

Antenele fotoreceptoare sunt alcătuite din pigmenţi care au rolul de a recepţiona energia fotonilor din radiaţiile luminoase şi de a o transmite spre centrele de reacţie. Datorită faptului că pigmenţii clorofilieni şi carotenoizi intră într-o proporţie definită în alcătuirea antenelor fotoreceptoare, se presupune că există un reglaj *feedback* prin care clorofila liberă inhibă sinteza carotenilor, iar înglobarea clorofilei în antenele fotoreceptoare stimulează acest proces de sinteză.

Antena fotoreceptoare a fotosistemului I este alcătuită din 100 molecule de clorofilă *a* şi *b* aflate în proporţie de 4:1, câteva molecule de β-caroten şi 11 polipeptide. Antena fotoreceptoare a fotosistemului II este alcătuită din aproximativ 250 de molecule de clorofilă *a* şi *b* şi numeroase molecule de xantofilă grupate astfel: 10 molecule de clorofilă şi 2–3 molecule de xantofilă legate de câte o moleculă proteică.

Randamentul de transmitere a energiei este de 95 % în cazul clorofilei *a* şi *b* şi de numai 40–45 % în cazul pigmenţilor carotenoizi.

Antenele fotoreceptoare sunt în legătură cu centrele de reacţie care sunt alcătuite din moleculele de clorofilă a_{700} pentru fotosiste-

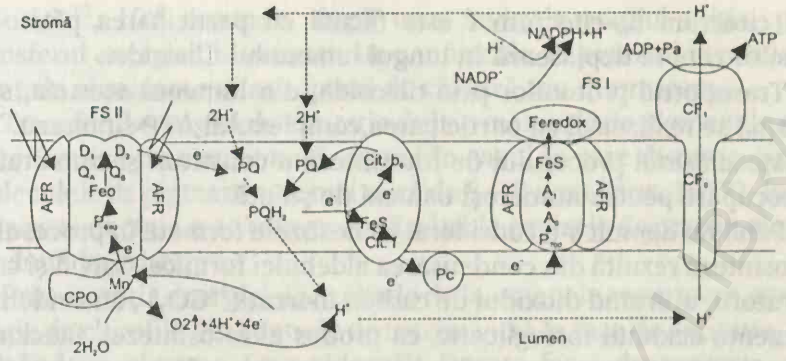


Fig. 6.3. Lanţul transportor de electroni din tilacoidele cloroplastelor

mul I şi a_{680} pentru fotosistemul II. În alcătuirea centrelor de reacţie mai intră următoarele substanţe:

- În cazul fotosistemului I se găsesc 2 polipeptide asociate cu centrul de reacţie a fotosistemului I, un transportor de electroni A_0 care poate fi o moleculă de clorofilă *a*, altul A_1 care poate fi o moleculă de filochinonă (vitamina K_1), o proteină X care conţine fier şi sulf şi o moleculă de feredoxină *(Fig. 6.3.)*. Complexul mai conţine 50–100 molecule de clorofilă *a* şi câteva molecule de β-caroten.
- Fotosistemul II este alcătuit din: 2 polipeptide denumite D_1 şi D_2 care sunt în contact direct cu centrul de reacţie a fotosistemului II, 3 molecule de plastochinonă (Qa, Qb şi Z) şi 2 molecule de feofitină. Complexul mai conţine 200 molecule de clorofilă *a*, 100 de molecule de clorofilă *b*, 50 molecule de β-caroten, galactolipide, 4 ioni de mangan, 1 ion de fier şi unul sau mai mulţi ioni de calciu şi clor.
- Între cele două fotosisteme se găseşte complexul citocrom b_6-citocrom f care este alcătuit din 4 polipeptide : citocrom b_6, citocrom f, o proteină cu fier şi sulf şi o proteină cu funcţii necunoscute.
- Complexul ATP-sintetază este alcătuit dintr-o polipeptidă care formează un canal care traversează membrana tilacoidă (Cf_0) şi o parte globuloasă situată deasupra membranei spre stromă (CF_1).

Transportul electronilor între primele trei complexe menţionate se realizează cu participarea unor substanţe transportoare de electroni. Transportul electronilor între fotosistemul II şi complexul citocrom b_6 – citocrom f se realizează cu ajutorul plastochinonelor care se deplasează liber în stratul de galactolipide, iar legătura dintre comple-

xul citocrom b_6–citocrom f este făcută cu participarea plastocianinelor care se deplasează în lungul lumenului tilacoidei.

Transportul protonilor prin tilacoidă, din lumenul acesteia, spre stromă se realizează cu participarea complexului ATP-sintetază.

Mecanismul procesului de fotosinteză a constituit şi constituie o preocupare pentru numeroşi oameni de ştiinţă.

Până nu demult s-a considerat că hexozele formate în procesul de fotosinteză rezultă din condensarea aldehidei formice. Calvin şi colaboratorii, utilizând dioxidul de carbon marcat ($^{14}CO_2$) , au evidenţiat prezenţa acidului fosfogliceric, ca produs al fotosintezei. Blackman ş.a. (1875–1911) au aprofundat cercetările referitoare la mecanismul fotosintezei, precizând existenţa unor reacţii complexe de lumină şi întuneric. Hill (1939) a constatat că în prezenţa unui acceptor de hidrogen şi a luminii, cloroplastele pot oxida apa, proces cunoscut sub denumirea de "fotoliză". Calvin, Basham şi Benson au precizat reacţiile care au loc în ciclul care le poartă numele şi care conduc în final la biosinteza glucidelor.

Pe baza contribuţiilor aduse de numeroşii cercetători care şi-au desfăşurat activitatea în acest domeniu s-au elaborat multiple concepte asupra mecanismului de desfăşurare a acestui proces. În prezent se consideră că procesul de fotosinteză se desfăşoară în două faze.

În faza de lumină, care se desfăşoară în tilacoidele cloroplastelor, se utilizează energia din radiaţiile luminoase pentru fotoliza apei; electronii şi protonii rezultaţi sunt utilizaţi pentru sinteza unei substanţe puternic reducătoare ($NADPH+H^+$), iar energia produsă prin transportul protonilor prin pompa de protoni este folosită pentru biosinteza ATP-ului, care acumulează energia biochimică în legăturile macroergice.

În faza de întuneric, care se desfăşoară în stroma cloroplastului, cele două substanţe produse în faza de lumină sunt utilizate pentru biosinteza triozelor şi în final a hexozelor.

6.3.1. Faza de lumină a fotosintezei

Energia cuantelor de lumină este captată de pigmenţii care formează antenele receptoare aparţinând celor două fotosisteme. În urma acestui proces pigmenţii intră într-o fază de excitaţie care se caracterizează prin trecerea unui electron de pe o orbită interioară pe o orbită exterioară. Durata fazei de excitaţie este foarte scurtă şi anu-

me: $10^{-10}...10^{-8}$ secunde, după care revin la stadiul inițial prin transferul energiei de excitație unei molecule de pigment învecinate, sau prin eliminarea ei sub formă de căldură sau fluorescență.

Transferul energiei de excitație de la o moleculă de pigment la alta se realizează prin rezonanță, numai în cazul în care distanța dintre moleculele de pigment este mai mică de 8–10 nm (Knox, 1977). În felul acesta energia este transportată până la centrele de reacție ale celor două fotosisteme.

Prin recepția energiei de excitație de la antenele receptoare, moleculele de clorofilă din centrele de reacție intră în faza de excitație, expulzând un electron (se oxidează). Durata fazei de excitație este scurtă și moleculele de clorofilă *a* din centrele de reacție revin la starea inițială prin primirea unui electron și ca urmare se reduc. Clorofila *a* din centrul de reacție a fotosistemului I primește electronul de la fotosistemul II printr-un lanț de substanțe transportoare de electroni, iar clorofila *a* din centrul de reacție a fotosistemului II primește un electron de la apa care se descompune prin fotoliză. Transportul electronilor la complexele menționate se realizează printr-un lanț de substanțe transportoare de electroni, care la primirea electronului se reduc, pentru ca imediat să cedeze electronul substanței următoare, oxidându-se.

Transportul electronilor în faza de lumină a fotosintezei se realizează astfel: excitarea moleculelor de clorofilă a_{700} din centrul de reacție al fotosistemului I determină pierderea unui electron care este transportat succesiv de compușii Ao (probabil clorofilă), A_1 (probabil filochinonă), proteină X (ce conține fier și sulf), ajungând în final la feredoxină care se reduce. Ultima etapă a acestui transport constă în cedarea electronilor de către feredoxina care se oxidează, NADPH-ului care în prezența protonilor formează o substanță puternic reducătoare $NADPH+H^+$.

Moleculele de clorofilă a_{700} din centrul de reacție al fotosistemului I, aflate în faza de excitare, revin la starea inițială, prin primirea unui electron de la fotosistemul II.

Moleculele de clorofilă a_{680} din centrul de reacție al fotosistemului II care au fost excitate simultan cu cele ale fotosistemului I de către energia transmisă prin rezonanță de pigmenții din antenele fotoreceptoare pierd câte un electron. Electronii sunt transportați succesiv de feofitină, plastochinone (Qa și Qb) până la plastochinona liberă din bistratul lipidic. Pentru a fi reduse, plastochinonele au nevoie de 2 electroni, precum și de 2 protoni, care provin din fotoliza apei.

Plastochinona mobilă se deplasează în bistratul lipidic spre lumenul tilacoidei, în care eliberează cei doi protoni, iar electronii îi cedează complexului citocrom b–citocrom f. Plastochinona oxidată reface drumul parcurs pentru a efectua un nou transport de protoni şi electroni.

Proteina cu fier şi sulf din complexul citocrom b–citocrom f preia câte un electron de la plastochinonă, pe care îl cedează celor doi citocromi. Electronii ajunşi la citocromul f sunt cedaţi plastocianinei, în care cuprul bivalent este redus la cupru monovalent. Moleculele de plastocianină se deplasează în lungul tilacoidei, în lumenul acesteia şi transportă câte un electron către fotosistemul I. Prin primirea acestui electron, molecula de clorofilă a_{700} aflată în stare de excitaţie, revine la starea iniţială.

Moleculele de clorofilă a_{680} din centrul de reacţie al fotosistemului II, aflate în faza de excitare, revin la starea iniţială după ce primesc un electron de la moleculele de apă care se descompun prin fotoliză.

Fotoliza apei reprezintă un proces încă nedeplin elucidat. Din sintezele efectuate de Ganotakis şi Yokum (1990) şi Govindjee şi Coleman (1990), rezultă că rolul esenţial în acest proces îl au cei 4 atomi de mangan care intră în compunerea complexului producător de oxigen (CPO). Aceştia pot pierde electroni, realizând diferite niveluri de oxidare:

$$Mn^{2+} \xrightarrow{-e^-} Mn^{3+} \xrightarrow{-e^-} Mn^{4+}$$

Moleculele de clorofilă a_{680} aflate în faza de excitaţie primesc electroni de la atomii de mangan, revenind la starea iniţială. Ionii de mangan ajunşi la un nivel ridicat de oxidare determină descompunerea moleculelor de apă, care eliberează 2 electroni, 2 protoni şi O_2 conform reacţiilor de mai jos:

$$2H_2O \xrightarrow{4Mn^{2+}} H_2O_2 + H_2^+ + 4e^-$$

$$4Mn^{2+} \xrightarrow{+4e^-} 4Mn^{3+}$$

$$2H_2O_2 \xrightarrow{\text{peroxidaze}} H_2O + O_2 \uparrow$$

Electronii rezultaţi din fotoliza apei sunt preluaţi de atomii de mangan, care se reduc, protonii se acumulează în lumenul tilacoidelor, iar oxigenul se degajă în mediul înconjurător.

Doi electroni şi 2 protoni pot reduce o moleculă de $NADP^+$, iar pentru reducerea unui mol de dioxid de carbon sunt necesari doi moli de $NADPH + H^+$, rezultând că în condiţii ideale se folosesc 12 fotoni

(Ehleringer şi Bjorkman, 1977). În frunzele multor specii de plante se utilizează însă 15–20 fotoni (Osborne şi Garrett, 1983).

Fotoliza apei generează un aport permanent de protoni, care se acumulează în lumenul tilacoidelor. Ca urmare a faptului că tilacoidele sunt impermeabile pentru protoni, concentraţia acestora ajunge să depăşească de 1 000 de ori pe cea din stromă (Salisbury şi Ross, 1991).

Diferenţa de concentraţie a protonilor din lumenul tilacoidelor şi stroma cloroplastului generează un flux de protoni prin complexul ATP-sintetază. Conform ipotezei chimiosmotice elaborată de Mitchel (1961), energia rezultată din transportul protonilor prin acest complex este utilizată de enzima ATP-sintetază pentru fosforilarea ADP-ului cu fosfor anorganic, rezultând ATP-ul.

Fotofosforilarea reprezintă procesul prin care energia din radiaţiile luminoase este transformată în energie biochimică, care se acumulează în legăturile macroergice ale ATP-ului.

Formarea ATP-ului ca urmare a transportului protonilor prin complexul ATP-sintetază constituie ***fosforilarea aciclică***. În acest caz, fiecărui electron transportat prin lanţul transportor de electroni îi corespunde câte un proton , transportat prin complexul ATP-sintetază, rezultând câte un mol de NADPH + H^+ şi, respectiv, câte unul de ATP.

Cercetările au dovedit însă că în faza de lumină a fotosintezei se formează mai mult ATP comparativ cu NADPH + H^+. Surplusul de ATP se formează în procesul de ***fosforilare ciclică***. În acest caz, parte din protonii transportaţi prin complexul ATP-sintetază nu sunt utilizaţi în reducerea NADPH-ului, ci efectuează un nou circuit prin tilacoide, fiind transportaţi de plastochinonele mobile. În final trec din nou prin complexul ATP-sintetază, generându-se ATP fără a avea loc fotoliza apei.

Moleculele de ATP şi NADPH+H^+ formate în faza de lumină a fotosintezei sunt utilizate în raport de 3/ 2 în cea de a doua fază a procesului de fotosinteză, faza enzimatică sau de întuneric, în care se biosintetizează primii compuşi organici. Excesul de ATP produs în fotosinteză este utilizat în alte procese care au loc în cloroplaste, aşa cum este sinteza acizilor graşi şi a unor aminoacizi, reducerea nitriţilor etc.

6.3.2. Faza enzimatică (de întuneric) a fotosintezei (Ciclul Calvin)

Această fază a procesului de fotosinteză se desfăşoară în stroma cloroplastelor şi constă în principal în fixarea dioxidului de carbon de către ribulozo-1,5-difosfat şi formarea acidului fosfogliceric, reducerea acestuia şi regenerarea ribulozo-1,5-difosfatului. Reacţiile care au loc sunt catalizate de enzimele aflate în stromă şi în aceste reacţii este utilizat ATP-ul şi NADPH+H^+-ul, produşi în faza de lumină a fotosintezei.

Enzima-cheie a procesului de fotosinteză este ribulozo-1,5-difosfat carboxilază, care este codificată de genele rbc. În tomate, cartof şi mazăre există 5 gene care codifică biosinteza acestei enzime, în plantele de soia sunt 2 gene, iar în cele de porumb şi tutun există o singură genă rbc.

Fixarea dioxidului de carbon a fost studiată cu ajutorul carbonului marcat de către Calvin, precum şi de Basham şi Benson, fiind cunoscută sub denumirea "ciclul Benson, Basham, Calvin".

Procesul de biosinteză a glucidelor cuprinde trei etape distincte.

În prima etapă un compus cu 5 atomi de carbon: ribulozo-1,5-difosfatul fixează o moleculă de dioxid de carbon şi una de apă. Rezultă compuşi intermediari din care se formează 2 molecule de acid-3-fosfogliceric. Reacţia de carboxilare a ribulozo-1,5-difosfatului este catalizată de enzima ribulozo-1,5-difosfatcarboxilază, care reprezintă circa 16% din conţinutul în proteine al stromei.

În etapa a doua are loc fosforilarea acidului-3-fosfogliceric, în prezenţa ATP-ului, şi obţinerea acidului-1,3-difosfogliceric. Acesta este redus la aldehidă fosfoglicerică şi dioxiacetonfosfat în prezenţa unei dehidrogenaze şi a NADPH+H^+ -ului. Cele două substanţe se pot transforma una în alta, prin izomerizare.

În etapa a treia, din 6 molecule de aldehidă fosfoglicerică, una este pusă în libertate, iar 5 molecule sunt folosite pentru regenerarea ribulozo-1,5-difosfatului *(Fig. 6.4.)*. Aldehida fosfoglicerică pusă în libertate poate fi utilizată în cloroplast pentru biosinteza glucozei, fructozei, amidonului, a unor aminoacizi etc. Acumularea amidonului în cloroplaste are loc numai la plantele amidonofile şi reprezintă o formă temporară de depozitare.

Moleculele de aldehidă fosfoglicerică pot traversa membranele cloroplastului şi ajung în citoplasmă, unde se sintetizează hexozele. Prin condensarea a două molecule de aldehidă fosfoglicerică rezultă

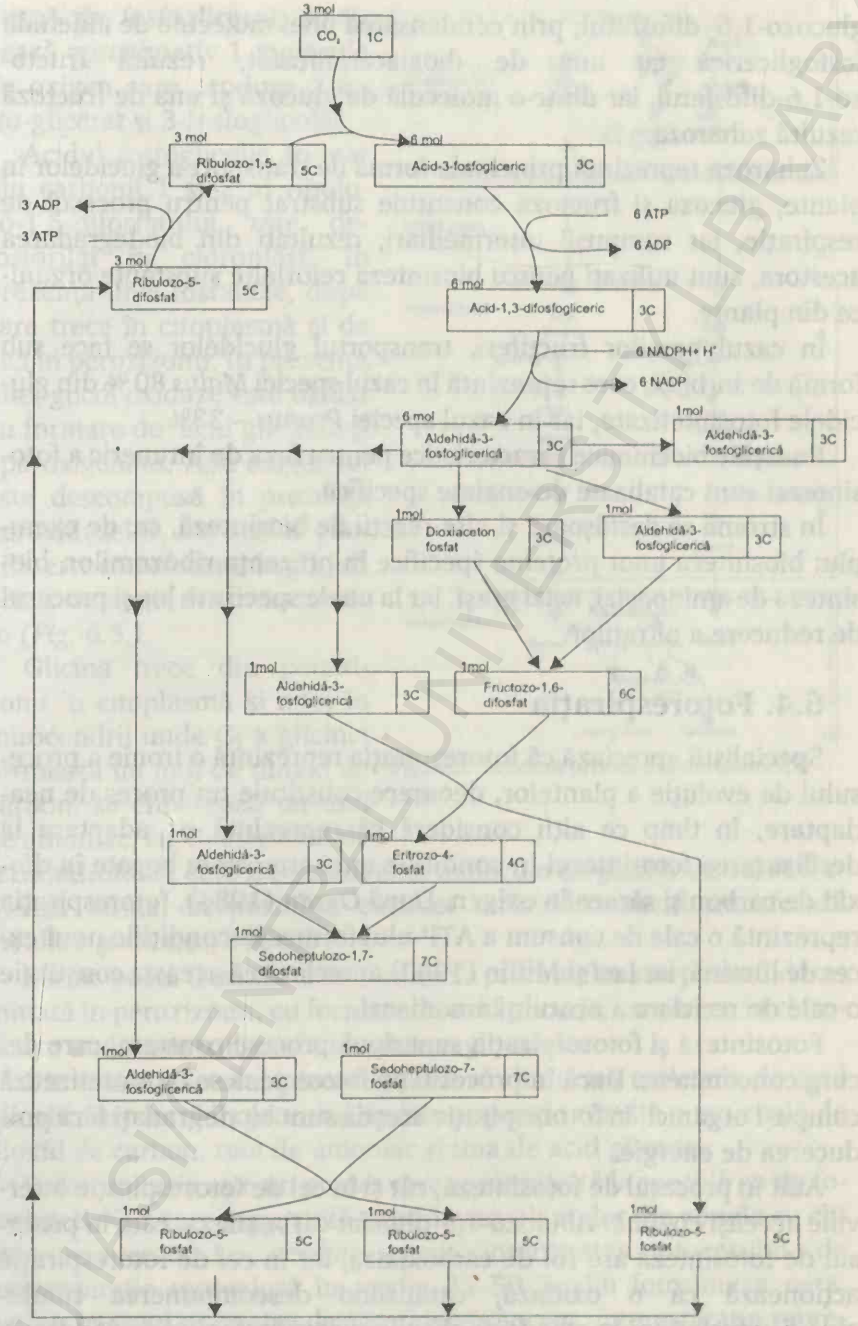


Fig 6.4. Biosinteza aldehidei fosfoglicerice şi regenerarea ribulozo-1,5-difosfatului

BCU IAŞI VENERA LIBRARY

glucozo-1,6- difosfatul; prin condensarea unei molecule de aldehidă fosfoglicerică cu una de dioxiacetonfosfat, rezultă fructozo-1,6-difosfatul, iar dintr-o moleculă de glucoză şi una de fructoză rezultă zaharoza.

Zaharoza reprezintă principala formă de transport a glucidelor în plante, glucoza şi fructoza constituie substrat pentru procesul de respiraţie, iar compuşii intermediari, rezultaţi din biodegradarea acestora, sunt utilizaţi pentru biosinteza celorlalte substanţe organice din plante.

În cazul pomilor fructiferi, transportul glucidelor se face sub formă de sorbitol, care reprezintă în cazul speciei *Malus* 80 % din glucidele fotosintetizate, iar în cazul speciei *Prunus* – 33%.

Reacţiile biochimice caracteristice pentru faza de întuneric a fotosintezei sunt catalizate de enzime specifice.

În stromă se desfăşoară şi alte reacţii de biosinteză, ca, de exemplu: biosinteza unor proteine specifice în prezenţa ribozomilor, biosinteza de aminoacizi, acizi graşi, iar la unele specii are loc şi procesul de reducere a nitraţilor.

6.4. Fotorespiraţia

Specialiştii apreciază că fotorespiraţia reprezintă o ironie a procesului de evoluţie a plantelor, deoarece constituie un proces de neadaptare, în timp ce alţii consideră că reprezintă o adaptare la desfăşurarea fotosintezei în condiţiile unei atmosfere bogate în dioxid de carbon şi sărace în oxigen. După Ogren (1984), fotorespiraţia reprezintă o cale de consum a ATP-ului format în condiţiile unui exces de lumină, iar Lea şi Miflin (1980) apreciază că aceasta constituie o cale de reciclare a azotului amoniacal.

Fotosinteza şi fotorespiraţia sunt două procese contrare, care decurg concomitent. Dacă în procesul de fotosinteză se biosintetizează compuşi organici, în fotorespiraţie aceştia sunt biodegradaţi fără producerea de energie.

Atât în procesul de fotosinteză, cât şi în cel de fotorespiraţie intervine aceeaşi enzimă: ribulozo-1,5-difosfat carboxilaza, care în procesul de fotosinteză are rol de carboxilază, iar în cel de fotorespiraţie acţionează ca o oxidază, catalizând descompunerea ribulozo-1,5-difosfatului în acid fosfoglicolic şi acid fosfogliceric (Andrews şi Lorimer, 1987). Pentru 3 molecule de dioxid de carbon, fixate sub

formă de fosfoglicerat, se fixează aproximativ 1 moleculă de oxigen care produce 3-fosfo-glicerat şi 3-fosfoglicolat.

Acidul fosfoglicolic format din carbonii 1 şi 2 ai ribulozo-1,5-difosfatului este defosforilat în cloroplast, în prezenţa unei fosfataze, după care trece în citoplasmă şi de aici în peroxizomi. În prezenţa unei glicol oxidaze este oxidat cu formare de acid glioxilic şi apă oxigenată. Apa oxigenată este descompusă în prezenţa peroxidazelor, iar acidul glioxilic este transformat în glicină printr-o reacţie de transaminare *(Fig. 6.5.)*.

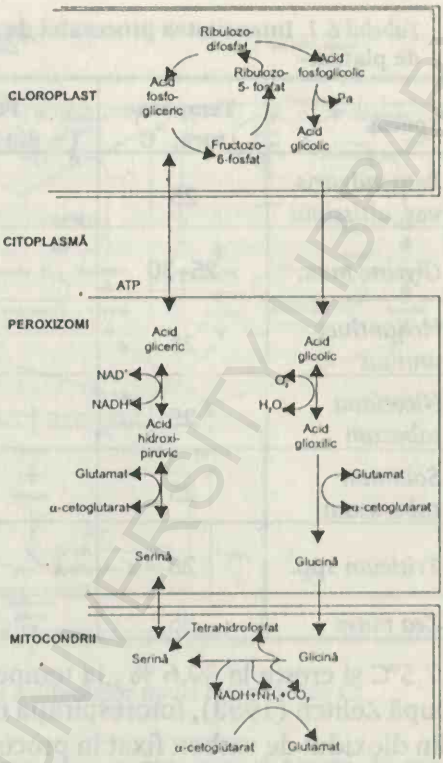


Fig. 6.5. Schema procesului de fotorespiraţie

Glicina trece din peroxizomi în citoplasmă şi apoi în mitocondrii unde C_1 a glicinei formează un mol de dioxid de carbon, se eliberează un mol de amoniac, iar C_2 este fixat de tetrahidrofolat, care îl cedează altei molecule de glicină. Astfel se formează serina, în prezenţa enzimei serinhidroximetil transferază (Walker şi Olivier, 1986).

Serina poate fi utilizată în biosinteza proteinelor sau poate fi dezaminată în peroxizomi, cu formare de acid gliceric, care trece în cloroplaste unde este utilizat în biosinteza glucidelor.

Din analiza acestui proces rezultă că din două molecule de acid glicolic care intră în procesul de fotorespiraţie rezultă o moleculă de dioxid de carbon, una de amoniac şi una de acid gliceric.

Fotorespiraţia este un proces care se manifestă la speciile cu tip fotosintetic C_3, care reprezintă majoritatea plantelor din zonele cu climat temperat. La aceste specii, intensitatea procesului de fotorespiraţie reprezintă în medie 25–50 % din fotosinteza netă. Astfel, în cazul plantelor de *Nicotiana tabacum*, fotorespiraţia reprezintă 19,5 % din fotosinteza netă, în cazul când temperatura este de

Tabelul 6.1. **Intensitatea procesului de fotorespiraţie în frunzele unor specii de plante.**

Specia	Temperatura, °C	Fotorespiraţia (% din fotosinteza netă)	Autori
Beta vulgaris var. *altissima*	25	34	Terry şi Ulrich, 1973
Glycine max.	25–30	42–75	Samish şi colab., 1972
Helianthus annuus	25	33	Lawlor şi Fook, 1973
Nicotiana tabacum	25	55	Kisaki, 1973
Solanum tuberosum	25	50	Ku şi colab., 1977
Triticum spp.	28	53–69	Keys şi colab., 1977
Zea mays	35	0	Moss,1966

17,5°C şi creşte la 39,6 % , la temperatura de 33,5°C *(Tabelul 6.1.)*. După Zelitch (1953), fotorespiraţia determină pierderea a circa 50 % din dioxidul de carbon fixat în procesul de fotosinteză, la plantele cu tip fotosintetic C_3 . Lawlor (1995) a constatat că plantele cu acest tip fotosintetic consumă în procesul de fotorespiraţie 10–15 % din fotosinteza netă, ceea ce reprezintă 70–80 % din substanţele consumate în procesul de respiraţie.

Se remarcă deci faptul că intensitatea procesului de fotorespiraţie creşte cu temperatura, dar este stimulat şi de creşterea concentraţiei de oxigen din atmosferă (până la 100 %), ceea ce explică aparent "efectul Warburg" şi de radiaţiile albastre.

6.5. Alte tipuri fotosintetice la plante

Mecanismul prezentat anterior pentru procesul de fotosinteză, în care primii compuşi organici biosintetizaţi au trei atomi de carbon, este cunoscut sub denumirea "tipul fotosintetic C_3" şi este caracteristic pentru circa 300 000 de specii de plante din climatul temperat: grâu, orz, sfeclă, tutun, cartof etc.

Spre deosebire de aceste specii la care dioxidul de carbon este fixat într-un compus cu trei atomi de carbon (acidul fosfogliceric), la

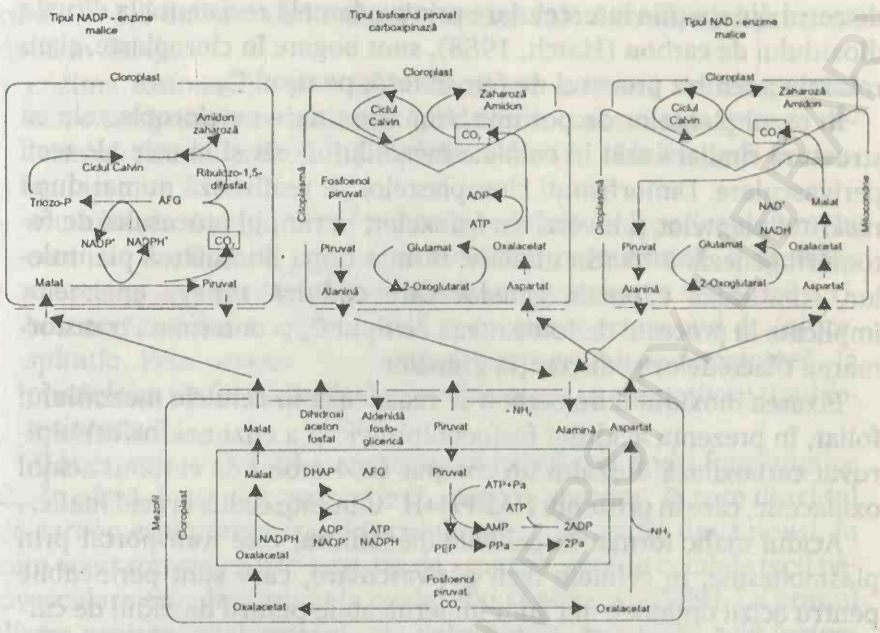


Fig. 6.6. Schema de desfăşurare a diferitelor tipuri fotosintetice C_4

altele fixarea este făcută sub forma unui compus cu 4 atomi de carbon: acidul oxalacetic. Din acest punct de vedere, se deosebesc două tipuri fotosintetice: tipul fotosintetic C_4 şi tipul fotosintetic CAM.

Tipul fotosintetic C_4 este caracteristic pentru circa 500 de specii originare din zonele tropicale, adaptate la condiţii de iluminare intensă şi la temperaturi ridicate cum sunt: trestia pentru zahăr, sorgul, porumbul, meiul, precum şi plantele din familia *Amaranthaceae* şi unele specii din familiile *Chenopodiaceae, Euphorbiaceae* şi *Portulacaceae*.

Acest tip fotosintetic a fost descoperit de Kortschak, Hartt şi Burr (1965) la plantele de pe insula Hawai.

Frunzele plantelor cu tip fotosintetic C_4 se caracterizează prin prezenţa unui mezofil ale cărui celule au un număr mic de cloroplaste şi au rolul de a fixa dioxidul de carbon din aer *(Fig. 6.6.)*. Aceste frunze sunt bine vascularizate, între două nervuri fiind situate 4–6 celule. Fasciculele vasculare sunt înconjurate de celulele tecii perivasculare, aranjate pe un rând şi la unele specii pe două rânduri (Nelson şi Langdale,1992). Aceste celule sunt separate de celulele mezofilului şi

de aerul din spaţiile intercelulare printr-o lamelă rezistentă la difuzia dioxidului de carbon (Hatch, 1988), sunt bogate în cloroplaste şi au rolul de a realiza procesul de fotosinteză, pe tipul C_3 .

În cazul plantelor de porumb, frunzele tinere au cloroplastele cu structura similară atât în celulele mezofilului, cât şi în cele ale tecii perivasculare. Dimorfismul cloroplastelor se realizează numai după răsăritul plantelor şi înverzirea frunzelor, în timpul procesului de fotomorfogeneză. Fitocromul activ, format după iluminarea plantulelor, stimulează expresia genelor care codifică sinteza enzimelor implicate în procesul de fotosinteză de tipul C_4 şi determină transformarea tilacoidelor şi dispariţia granelor.

Fixarea dioxidului de carbon se realizează în celulele mezofilului foliar, în prezenţa acidului fosfoenolpiruvic şi a enzimei fosfoenolpiruvat carboxilază. Rezultă un compus cu 4 atomi de carbon: acidul oxalacetic, care în prezenţa $NADPH+H^+$-ului este redus la acid malic.

Acidul malic format în celulele mezofilului este transportat prin plasmodesme, în celulele tecii perivasculare, care sunt permeabile pentru acizii organici, dar sunt impermeabile pentru dioxidul de carbon. În aceste celule acidul malic este decarboxilat la piruvat, din care se regenerează fosfoenolpiruvatul, care reface circuitul menţionat anterior. Acest mecanism similar cu o pompă determină acumularea dioxidului de carbon în celulele tecii perivasculare.

Carboanhidraza lipseşte din citoplasma celulelor tecii perivasculare, ceea ce împiedică conversia dioxidului de carbon la bicarbonat (HCO_3^-), care poate să iasă din aceste celule (Evans şi Caemmerer, 1996). Concentraţia de dioxid de carbon din celulele tecii perivasculare este de 12–15 μmol, în timp ce în celulele plantelor cu tip fotosintetic C_3 este de 5–6 μmol (Hatch şi Osmond, 1976). Bowes ş.a. (1971) sugerează că această concentraţie de dioxid de carbon din celulele tecii perivasculare reduce intensitatea procesului de fotorespiraţie. Black (1973) a precizat că în celulele mezofilului nu se poate sintetiza glicolatul şi, ca urmare, procesul de fotorespiraţie nu poate să aibă loc. Acest proces se va desfăşura însă în celulele tecii perivasculare, dar concentraţia ridicată de dioxid de carbon inhibă procesul respectiv.

În celulele tecii perivasculare, care sunt bogate în cloroplaste, se desfăşoară procesul de fotosinteză caracteristic pentru tipul C_3, (Gibbs şi Latzo, 1979), în care acceptorul dioxidului de carbon este ribulozo-1,5-difosfatul, iar enzima care catalizează acest proces este

ribulozo-1,5-difosfat carboxilază. Această cale fotosintetică prezintă două avantaje:

- enzima fosfoenolpiruvat carboxilază are o viteză de reacţie mai mare comparativ cu ribulozo-1,5-difosfat carboxilaza, ceea ce determină acumularea dioxidului de carbon în celulele tecii perivasculare;
- acumularea dioxidului de carbon în celulele tecii perivasculare, în care se desfăşoară tipul fotosintetic C_3, determină stimularea acestui proces şi concomitent blochează activitatea oxidazică a ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei, respectiv a procesului de fotorespiraţie. Prin urmare, randamentul procesului de fotosinteză, la plantele cu tip fotosintetic C_4, este mai mare comparativ cu tipul fotosintetic C_3.

Gutierrez ş.a. (1976) au precizat că există trei tipuri fotosintetice C_4. În afară de tipul fotosintetic C_4, descris anterior, în care dioxidul de carbon este transportat de acidul malic, mai există două tipuri, în care acest transport este asigurat de aspartat, care în celulele tecii perivasculare este dezaminat la oxalacetat (Kelly ş.a., 1989). La primul dintre acestea, oxalacetatul este decarboxilat rezultând acid fosfoenolpiruvic şi dioxid de carbon, care este utilizat în ciclul Calvin. La al doilea, oxalacetatul este redus la malat, care este decarboxilat rezultând piruvat şi dioxid de carbon care este utilizat în ciclul Calvin.

Procesul de decarboxilare are loc foarte rapid, după Chapman şi Osmond (1976), de circa 10 ori mai rapid decât decarboxilările oxidative din procesul de respiraţie.

Aceste tipuri fotosintetice se întâlnesc la unele plante ierboase ca: *Panicum maximum* şi *Amaranthus edulis*.

Tipul fotosintetic C_4 reprezintă o adaptare a acestor plante la condiţiile de climă tropicală unde din cauza temperaturii ridicate, fotorespiraţia ar putea determina biodegradarea unei cantităţi însemnate de produse fotosintetizate. Cu toate acestea, trebuie subliniat faptul că tipul fotosintetic C_4 reprezintă un compromis, deoarece blocarea procesului de fotorespiraţie pe această cale conduce la un consum suplimentar de energie (12 mol ATP) pentru biosinteza glucidelor.

Nelson şi Langdale (1992) au constatat că în condiţii de obscuritate, ribulozo-1,5-difosfat carboxilaza se acumulează atât în celulele tecii perivasculare, cât şi a mezofilului şi, ca urmare, tipul fotosintetic C_4 nu se mai poate realiza.

Tipul fotosintetic CAM (*crassulacean acids metabolism*) este caracteristic pentru circa 250 specii de plante care trăiesc în regiunile

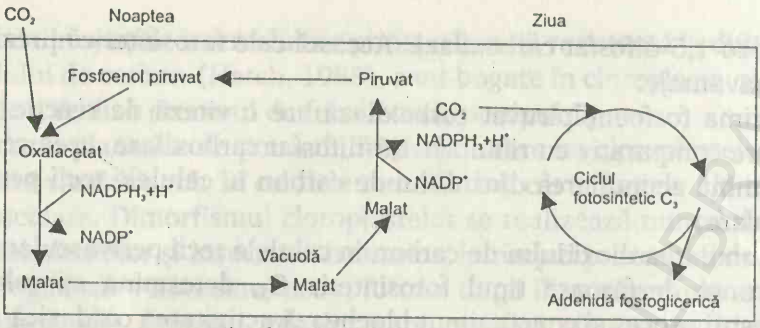


Fig. 6.7. Tipul fotosintetic CAM

tropicale, secetoase. Dintre aceste plante pot fi menţionate cele din familiile: *Cactaceae, Liliaceae, Crassulaceae* etc.

Procesul de fotosinteză se desfăşoară în două etape: una în timpul nopţii şi alta ziua.

În timpul nopţii aceste specii au stomatele deschise, procesul fiind controlat de concentraţia dioxidului de carbon din cavitatea substomatică. În această perioadă are loc fixarea dioxidului de carbon de către fosfoenolpiruvat. Procesul are loc în citoplasma celulelor, în prezenţa enzimei fosfoenolpiruvat carboxilază şi se finalizează cu formarea oxalacetatului. În urma reducerii oxalacetatului se formează malatul, care se depozitează în vacuolele celulelor. Transportul malatului prin tonoplast are loc prin transport pasiv, conform gradientului electrochimic. Acest gradient este generat de acumularea protonilor în vacuolă, în urma transportului activ, prin pompele de protoni: H^+-ATP-ază şi o pirofosfatază. Drept rezultat al acumulării malatului în vacuolele celulelor, aciditatea acestora creşte în timpul nopţii.

În timpul zilei, când stomatele sunt închise, acidul malic difuzează prin tonoplast în citoplasmă, unde este decarboxilat, rezultând acid piruvic şi dioxid de carbon *(Fig. 6.7.)*.

Dioxidul de carbon rezultat din decarboxilarea acidului malic, cât şi o parte din cel format în timpul metabolizării piruvatului în mitocondrii (în respiraţie), este utilizat pentru biosinteza acidului fosfogliceric pe calea fotosintetică C_3.

Mohr şi Schopfer (1995) menţionează că dioxidul de carbon din atmosferă conţine izotopii stabili ^{12}C şi ^{13}C, care sunt utilizaţi în mod diferit în procesul de fotosinteză, ceea ce influenţează compoziţia substanţelor organice sintetizate. Aceasta se datoreşte faptului că

Tabelul 6.2. **Caracteristicile tipurilor fotosintetice**

Specificaţia	C_3	C_4	CAM
Condiţii climatice	Climat temperat	Climat tropical	Climat deşertic
Anatomia frunzei	Parenchim palisadic şi lacunar	Mezofil şi ţesut perivascular	Mezofil cu vacuole mari
Structura cloroplastelor	Normală	Cloroplaste fără grane în mezofil	Grane puţine
Fixarea CO_2-ului	Ribulozo-1,5-difosfat	Fosfoenolpiruvat	Fosfoenolpiruvat
Compusul primar	Fosfoglicolat	Oxalacetat	Oxalacetat
Consumul pentru 1 mol CO_2 fixat	3 ATP şi 2 $NADPH+H^+$	5 ATP şi 2 $NADPH+H^+$	5 ATP şi 2 $NADPH+H^+$
Temperatura optimă	15–25 °C	25–40 °C	40 °C
Fotorespiraţia	1/3 din fotosinteza brută	Absentă	Foarte coborâtă
Fotosinteza netă $mgCO_2/dm^2/h$	25–50	55–75	2–10

fosfoenolpiruvat carboxilaza nu are preferinţe faţă de izotopii ^{12}C şi ^{13}C, în timp ce ribulozo-1,5-difosfat carboxilaza preferă izotopul ^{12}C.

Caracteristicile tipurilor fotosintetice C_3, C_4 şi CAM sunt prezentate în *tabelul 6.2.*

Se poate aprecia că tipurile fotosintetice reprezintă adaptări ale plantelor la condiţiile variate ale mediului. Astfel, specia *Eleocharis vivipara* (Fam. *Cyperaceae*) are un fenotip terestru cu tip fotosintetic C_4 şi un fenotip acvatic cu tip fotosintetic C_3. *Agave deserti* are un tip fotosintetic CAM. În condiţii de stres hidric avansat stomatele se menţin închise atât ziua, cât şi noaptea, dioxidul de carbon făcând un circuit intern între fotosinteză şi respiraţie, fără un câştig net de produşi fotosintetizaţi. În condiţii de aprovizionare optimă cu apă, în condiţii de udare, această specie trece la tipul fotosintetic C_3. De ase-

menea, unele varietăţi ale speciei *Kalanchoe blossfeldiana* desfăşoară tipul fotosintetic CAM, în condiţii de zi scurtă şi tipul C_3, în condiţii de zi lungă (Mohr şi Schopfer, 1995).

În insulele Hawai s-a constatat că aceeaşi specie de *Sedum* care creşte pe ţărmul oceanului în condiţiile unui climat tropical are tipul fotosintetic C_4, în timp ce exemplarele care cresc la altitudine, în condiţiile unui climat mai rece, au tipul fotosintetic C_3.

6.6. Factorii care influenţează procesul de fotosinteză

Intensitatea procesului de fotosinteză este influenţată de factori interni şi externi.

Factorii interni care influenţează procesul de fotosinteză sunt: specia, vârsta frunzelor,poziţia frunzelor pe plantă, suprafaţa foliară, cantitatea de clorofilă, conţinutul în apă al frunzelor, conţinutul în elemente minerale şi cerinţele pentru fotosintetizante.

Specia. Intensitatea procesului de fotosinteză variază în funcţie de specie în limite relativ mari. După datele centralizate de Sestak (1985) şi Larcher (1991), intensitatea fotosintezei nete variază între 3 şi 63 mg $CO_2/dm^2/h$ *(Tabelul 6.3.)*.

Vârsta frunzelor. Frunzele tinere au intensitatea procesului de fotosinteză mică, sub punctul de compensaţie pentru dioxidul de carbon (intensitatea acestui proces este mai mică decât procesul de respiraţie). Maximumul fotosintetic se înregistrează la cele mai multe specii înainte de încetarea creşterii frunzelor, când acestea au 37–90 % din suprafaţa maximă. Astfel, valoarea maximă a fotosintezei nete s-a determinat când frunzele au avut 35–55 % din suprafaţa maximă la *Solanum*, 37% — la *Nicotiana*, 50–80% — la *Helianthus*, 70% — la *Phaseolus* şi 75–90 % — la *Gossipium* (Sestak, 1985).

Intensitatea procesului de fotosinteză scade în cazul plantelor de orz de la 3,5 g $CO_2/ m^2/h$ la trei săptămâni înainte de înflorit la 0,8 g $CO_2/ m^2/h$ înainte de recoltare (Hay şi Walker, 1992).

Vârsta frunzelor corelează şi cu poziţia acestora pe plantă.

Variaţia fotosintezei nete în funcţie de poziţia frunzelor pe plantele de *Zea mays* este prezentată în graficul din *figura 6.8.*

Poziţia frunzelor pe plantă şi suprafaţa foliară sunt factori importanţi ce condiţionează intensitatea procesului de fotosinteză. Frunzele cu poziţia orizontală recepţionează cea mai mare parte a radiaţiilor fotosintetic active în vârful plantei. Dacă frunzele sunt înclinate faţă

Tabelul 6.3. **Intensitatea fotosintezei nete** (după Sestak, 1985 şi Larcher, 1991)

Specia	mg CO_2/dm^2 /h	Specia	mg CO_2/dm^2 /h
Beta vulgaris var. *altissima*	12–20	*Vitis vinifera*	6
Beta vulgaris	20	*Triticum spp.*	23
Capsicum annuum	12	*Oryza spp.*	27
Cucurbita pepo	15	*Saccharum officinarum*	47
Cucumis sativus	25–27	*Zea mays*	21–27
Gossypium hirsutum	8	Plante de cultură C3	20–45
Glycine max	13–16	Plante ierboase C4	30–80
Helianthus annuus	31–63	Plante CAM	3–20
Hordeum vulgare	21	Arbori tropicali	18–22
Lycopersicon esculentum	14–21	Arbori din zona temperată frunze însorite frunze umbrite	 15–22 5–10
Medicago sativa	30–40	Conifere	5–18
Nicotiana tabacum	11–16	Palmieri	6–10
Pisum sativum	24	*Solanum tuberosum*	12
Phaseolus vulgaris	14	*Sorghum almum*	61

de verticală, radiaţiile pătrund şi mai jos în coroană, intensitatea fotosintezei fiind dependentă de acestea.

Totalitatea suprafeţei foliare, raportată la suprafaţa proiecţiei coroanei, reprezintă indicele suprafeţei foliare (LAI). Recepţia corespunzătoare a radiaţiilor este dependentă de valoarea acestui indice. În general, o valoare a indicelui suprafeţei foliare de 3 permite recepţia a 90–95 % din radiaţii (cartof, grâu), asigurând o cantitate suficientă de asimilate pentru obţinerea unei producţii corespunzătoare.

Variaţia intensităţii procesului de fotosinteză la plantele de grâu, în funcţie de valoarea indicelui suprafeţei foliare, este prezentată în *figura 6.9.*

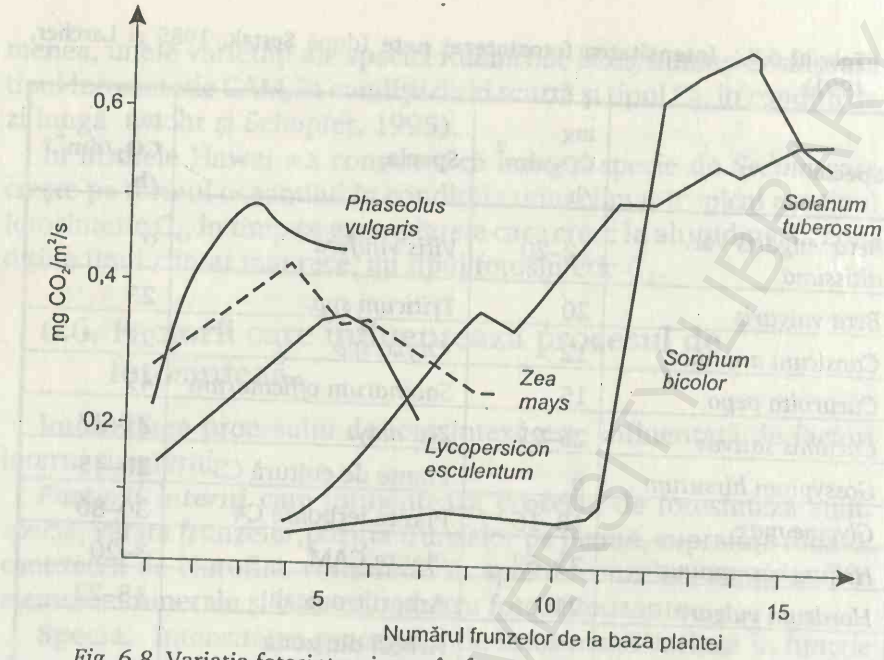


Fig. 6.8. Variaţia fotosintezei nete în funcţie de poziţia frunzei pe plantă

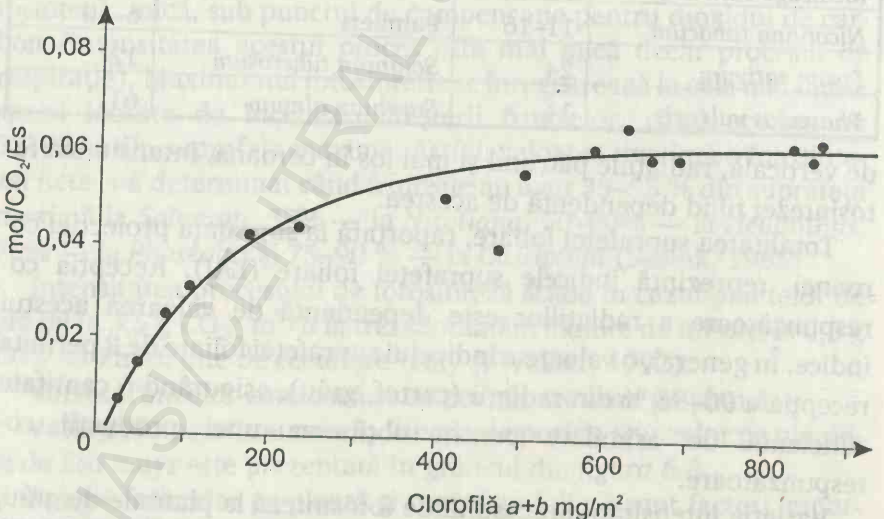


Fig. 6.9. Variaţia intensităţii fotosintezei în funcţie de conţinutul în clorofilă

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Cantitatea de clorofilă. După Gabrielsen (1948), intensitatea procesului de fotosinteză creşte concomitent cu sporirea conţinutului în clorofilă până la cca 400 mg/m^2 suprafaţă foliară, după care intensitatea acestui proces rămâne constantă. Determinările efectuate de autori nu au evidenţiat însă o corelaţie între aceşti doi indicatori.

Conţinutul în apă al frunzelor. Suprasaturarea celulelor cu apă sau deficitul hidric determină închiderea hidropasivă sau hidroactivă a stomatelor, ceea ce inhibă pătrunderea dioxidului de carbon şi conduce la diminuarea intensităţii procesului de fotosinteză.

Conţinutul frunzelor în elemente minerale. Deficitul în aprovizionarea cu elemente minerale a frunzelor poate să reducă intensitatea procesului de fotosinteză. Astfel, intensitatea acestui proces scade în cazul carenţei în azot la *Glycine max* (Ojima ş.a. ,1965), a fosforului la *Spinacea oleracea* (Bottrill ş.a., 1970), a sulfului la *Beta vulgaris* var. *altissima* (Terry,1976), a magneziului la *Zea mays* (Sorokina, 1966) şi a zincului la *Gossipium* spp.(Ohki şi Young, 1979).

Cerinţele pentru fotosintetizante. Reducerea cerinţelor pentru fotosintetizante, prin înlăturarea tuberculilor, în perioada de creştere, la plantele de *Solanum tuberosum* conduce la diminuarea intensităţii procesului de fotosinteză. Cauza o constituie acumularea fotosintetizantelor în cloroplaste (Gifford şi Evans, 1991).

În situaţia inversă, când frunzele se găsesc în apropierea fructelor, intensitatea procesului de fotosinteză este stimulată, ca urmare a creşterii cerinţelor pentru asimilate.

Factorii externi care influenţează intensitatea procesului de fotosinteză sunt: lumina, temperatura, concentraţia de dioxid de carbon şi nutriţia minerală.

Lumina. Influenţa acestui factor se manifestă prin intermediul enzimelor şi al modificării pH-ului.

Lumina activează enzimele ribulozo-1,5-difosfat carboxilază, fosfogliceraldehid-3-dehidrogenază, fructozo-1,6-difosfat fosfatază, sedoheptulozo-1,7-difosfat fosfatază şi ribulozo-5-fosfatkinază.

În cazul ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei activarea la lumină se realizează pe mai multe căi. Una dintre acestea o constituie modificarea pH-ului stromei cloroplastului la valoarea 8, ca urmare a transportului protonilor în lumenul tilacoidelor. Activitatea acestei enzime este mult mărită la această valoare a pH-ului. În cazul celorlalte enzime, mecanismul de activare este indirect. Lumina este recepţionată de cele două fotosisteme, care determină transportul electronilor până la feredoxină. Aceasta cedează câte un electron

Tabelul 6.4. **Efectele intensităţii luminii asupra plantelor**

Specificaţia	Intensitatea luminii, lucşi (lx)	Durata
Lumina solară	108 000	–
Noapte cu lună	0,2	
Fotosinteza maximă		
Plante fotofile	50 000	3 h/zi
Plante sciatofile	10 000	3 h/zi
Punctul de compensare		
Plante fotofile	1 000	
Plante sciatofile	100	
Întreruperea etiolării	4 000	3 h/zi
Deschiderea stomatelor	3 000	5 minute
Întreruperea repausului (*Lactuca*)	250	5 minute
Fotoperiodism	800	2 minute

unei proteine numită "tioredoxină" (Holmgren, 1985), care se reduce, stimulând astfel activitatea enzimatică prin modificarea structurii acestora, în urma reducerii grupărilor disulfid (S – S).

Intensitatea luminii este unul din factorii care determină nivelul fotosintezei. Iniţierea acestui proces are loc la intensităţi luminoase mici: 0,05 W/m^2 pentru plantele sciatofile şi 0,5 W/m^2 pentru cele heliofile.

Punctul de compensare reprezintă intensitatea luminoasă la care fotosinteza şi respiraţia se află în echilibru. Valoarea intensităţii luminoase la punctul de compensaţie este de 0,5 W/m^2 pentru plantele sciatofile şi 5,5 W/m^2 pentru cele heliofile. Creşterea intensităţii luminoase până la 50 W/m^2 pentru plantele sciatofile şi 520 W/m^2 pentru cele heliofile determină intensificarea procesului de fotosinteză. Depăşirea acestei limite induce fotoinhibiţia, care este cauzată de excesul de energie de excitaţie, la nivelul centrilor de reacţie. Fotoinhibiţia se manifestă când temperatura este coborâtă, iar intensitatea luminoasă este din intensitatea maximă solară. Aceste condiţii se realizează în primele 6 ore de la răsărit, când cerul este senin, intensitatea luminoasă are valoarea 1 000 μmol/m^2/s, iar temperatura este sub 10^{0}C. În aceste condiţii Falkowski (1994) a determinat scăderea intensităţii fotosintezei cu 10 %.

Tabelul 6.5. **Principalele modificări adaptive ale plantelor heliofile şi sciatofile**

Specificaţia	Heliofile	Sciatofile
Masa ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei	mare	mai mică
Raport clorofilă *a/b*	mare	mic
Raport clorofilă/proteine solubile	mic	mare
Masa frunzelor/suprafaţă	mare	mică
Grosimea frunzelor	mare	mică
Mărimea stomatelor	mare	mică
Densitatea stomatelor	mare	mică
Celule palisadice	lungi	scurte
Ţesut palisadic/lacunar	mare	mic
Orientarea frunzei	erect	orizontal

Efectele diferitelor intensităţi luminoase asupra plantelor sunt prezentate în *tabelul 6.4.*

Adaptarea plantelor la diferite intensităţi luminoase s-a realizat prin modificări morfologice şi fiziologice. Principalele modificări sunt prezentate în *tabelul 6.5.*

În cazul plantulelor expuse la întuneric, procesul de biosinteză a clorofilei este blocat la ultima etapă a ciclului, ceea ce determină formarea şi acumularea protoclorofilidelor incolore, rezultând astfel etioplastele. Acestea conţin protilacoide în care nu se poate desfăşura procesul de fotosinteză sau tubuli paracristalini care formează vezicule prolamelare. Aceste vezicule conţin pigmenţi carotenoizi, galactolipide, protoclorofilide şi enzima NADP: protoclorofilid oxidoreductază. Expunerea etioplastelor la lumină este însoţită de modificări structurale şi funcţionale. Iluminarea plantulelor determină conversia rapidă a protoclorofilidelor în clorofile, concomitent cu reluarea procesului de biosinteză a acestor pigmenţi. În acelaşi timp are loc diferenţierea sistemului de membrane interne, precum şi sinteza proteinelor şi a lipidelor. Murakami (1992) a constatat că după 1 oră de expunere la lumină a plantelor etiolate nu s-au evidenţiat modificări notabile. În continuare s-a observat deteriorarea structurii veziculelor prolamelare, care formează protilacoide mari. După 12 ore de iluminare se formează tilacoidele granale şi tilacoidele stromei, iar după 24 de ore nu se mai observă vezicule prolamela-

re, iar structura este asemănătoare cu a cloroplastelor din frunzele neetiolate.

Centrele de reacţie ale fotosistemelor I şi II se formează timpuriu, după aproximativ 2–4 ore de iluminare, dar asamblarea cu antenele fotoreceptoare are loc numai după încă câteva ore, când se formează cloroplastele mature.

Compoziţia spectrală a luminii. Radiaţiile luminoase din spectrul vizibil (400–700 nm) sunt absorbite în proporţie de 82 %. După Inada (1976), care a efectuat cercetări cu 26 de specii ierboase şi 7 lemnoase, intensitatea maximă a procesului de fotosinteză are loc la lungimile de undă de 440 şi 620 nm, corespunzătoare radiaţiilor albastre şi portocalii *(Fig. 6.10)*.

Dioxidul de carbon. Concentraţia dioxidului de carbon din atmosferă variază în limite reduse. Punctul de compensare pentru CO_2, adică concentraţia de dioxid de carbon la care intensitatea procesului de fotosinteză este egală cu cea a respiraţiei este apropiată de zero la plantele cu tip fotosintetic C_4 şi 0,004 % la cele cu tip fotosintetic C_3.

Plantele de tip C_4 pot să-şi desfăşoare procesul de fotosinteză la concentraţii foarte reduse de dioxid de carbon, prin utilizarea dioxidului de carbon rezultat din procesul de respiraţie. Creşterea concentraţiei de dioxid de carbon determină intensificarea procesului de fotosinteză.

Temperatura. Limitele de temperatură la care se desfăşoară procesul de fotosinteză variază cu specia între –18° la lichenii din zonele arctice şi +70° la unele alge albastre.

Pe măsura creşterii temperaturii, sporeşte intensitatea procesului de fotosinteză, conform legii lui Van't Hoff. În general, creşterea temperaturii cu 10 °C determină intensificarea procesului de fotosinteză de 1,5–1,6 ori, dar numai între anumite limite de temperatură.

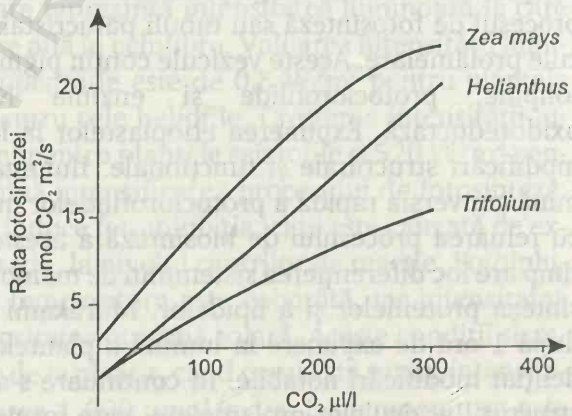


Fig. 6.10. Influenţa concentraţiei de dioxid de carbon asupra intensităţii fotosintezei (după Hesketh, 1963)

Temperaturile optime pentru desfăşurarea procesului de fotosinteză sunt cuprinse între 25 şi 37° C (32° la cartof, 35° la tomate, 37° la castraveţi).

Temperaturile ce depăşesc 37–40° C determină scăderea rapidă a intensităţii procesului de fotosinteză la plantele cu tip fotosintetic C_3, ca urmare a deteriorării structurii şi proprietăţilor membranelor plasmatice. La plantele cu tip fotosintetic C_4 intensitatea procesului de fotosinteză rămâne constantă, ceea ce explică dominanţa acestui tip fotosintetic în zonele cu climat cald.

Umiditatea relativă a aerului. Intensitatea procesului de fotosinteză scade în proporţie de 35–40 % în condiţii de umiditate relativă scăzută a aerului. Acest fenomen se întâlneşte în timpul verii, la amiază, când se realizează frecvent umidităţi relative ale aerului foarte scăzute.

Substanţele minerale. Influenţa substanţelor minerale asupra intensităţii procesului de fotosinteză se datoreşte faptului că aceasta intră în compoziţia unor compuşi organici implicaţi în acest proces sau reprezintă catalizatori ai unor reacţii chimice. Astfel:

Azotul şi magneziul intră în compoziţia clorofilei, iar azotul este parte componentă şi a aminoacizilor şi a proteinelor.

Fosforul este component al substanţelor transportoare de energie: ADP şi ATP.

Fierul este component al citocromilor, feredoxinei, catalazei şi stimulează sinteza nucleelor pirolice.

Manganul catalizează procesul de fotoliză a apei şi sinteza clorofilei.

Borul stimulează transportul asimilatelor din frunze.

Prezenţa substanţelor toxice. Poluarea atmosferei cu SO_2, AsO_3, H_2S, HF, erbicide, insecticide, fungicide, cloroform, eter etc. determină reducerea intensităţii procesului de fotosinteză, din cauza efectului nociv pe care îl au asupra citoplasmei, enzimelor, cloroplastelor etc.

Dintre speciile vegetale s-au dovedit a fi sensibile la acţiunea substanţelor toxice: gramineele, prunul, fagul etc. Cea mai mare rezistenţă la acţiunea acestor factori s-a constatat la salcâm.

Oxigenul. Limitele optime ale concentraţiei de oxigen pentru desfăşurarea procesului de fotosinteză sunt cuprinse între 2 şi 21 %. La concentraţii ale oxigenului ce depăşesc 50 %, intensitatea procesului de fotosinteză scade. Ogren şi Bowes (1971) au demonstrat experimental că oxigenul poate inhiba fixarea dioxidului de carbon de

către ribulozo-1,5-difosfat carboxilază, ceea ce explică aparent efectul Warburg.

6.7. Variaţiile circadiene şi sezoniere ale intensităţii procesului de fotosinteză

Modificările circadiene ale factorilor mediului înconjurător determină reacţii adaptive din partea plantelor (modificarea presiunii osmotice, închiderea sau deschiderea stomatelor etc.). Toate aceste reacţii se reflectă în intensificarea procesului de fotosinteză.

În cazul *plantelor sciatofile*, la care lumina şi temperatura nu prezintă variaţii excesive, se constată o dinamică caracteristică a intensităţii procesului de fotosinteză. Acest proces începe dimineaţa devreme, creşte în intensitate până la ora 13, după care se constată o scădere până seara, când procesul respectiv se opreşte.

Diminuarea procesului de fotosinteză după orele amiezii se datoreşte în mare măsură acumulării substanţelor asimilate în cloroplaste şi intensităţii luminoase scăzute.

În cazul *plantelor fotofile*, variaţia circadiană a procesului de fotosinteză prezintă modificări faţă de cele ombrofile, în perioada amiezii. Din cauza temperaturii ridicate şi a umidităţii relative a aerului scăzute din timpul amiezilor de vară, se produce închiderea stomatelor şi creşterea deficitului de apă din frunze, proces care conduce la diminuarea intensităţii procesului de fotosinteză.

Variaţii circadiene ale procesului de fotosinteză se constată frecvent, ca urmare a modificării factorilor externi: ceaţă, nori, arşiţă excesivă, lumină intensă etc. În perioade nefavorabile, intensitatea acumulării substanţelor organice este mai mică faţă de consumul acestora în procesul de respiraţie şi fotorespiraţie.

Variaţii ale procesului de fotosinteză se constată şi pe parcursul unui an. Astfel, primăvara, când frunzele sunt mici, fotosinteza are o intensitate redusă. Pe măsură ce frunzele cresc în dimensiuni, sporeşte numărul de cloroplaste şi cantitatea de clorofilă, se constată intensificarea procesului de fotosinteză, care atinge valorile maxime înainte de maturarea frunzelor.

Această perioadă cu intensitate fotosintetică maximă corespunde cu formarea frunzelor la soia, cu perioada dintre înspicat şi înflorit la cereale, înainte de înflorit la sorg şi cânepă, precum şi în timpul înfloritului la floarea-soarelui.

Acest nivel fotosintetic se menţine în timpul formării şi umplerii seminţelor şi scade spre sfârşitul perioadei de vegetaţie.

BIBLIOGRAFIE

Andrews, T.J. şi *Lorimer, G.H.* – în The Biochemistry of Plants, vol. 10. Hatch şi Boardman edit. New York, 1987.

Barraclough, R. şi *Ellis, R.J.* – Biochem. Biophys. Acta. 1980, 608, 19–31.

Bartley, G.E. şi *Scolnik, P.A.* – The Plant. Cell. 1995, 7, 1027–1038.

Black, C.C. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1973, 24, 253–286.

Bottrill, D.E. ş.a. – Plant. Soil. 1970, 32, 424–438.

Bowes, G. ş.a. – Biochem. Biophys. Res. Commun. 1971, 45, 716–722.

Butterfass, T. – Cell Biology Monographs, vol. 6. Berlin, Heidelberg, New York, 1979.

Chapman, E.A. şi *Osmond, C.B.*– Plant. Physiol. 1974, 53, 893–898.

Crawford, N.A. ş.a. – Arch. Biochem. Biophys. 1989, 271, 223–239.

Czygan, F.C. – Pigments in Plants. Berlin. 1981.

Duddridge, J.A. şi *Read, D.J.* – New Phytol. 1984, 96, 565, 573.

Ehleringer, J.R. şi *Bjorkman, O.* – Plant. Physiol. 1977, 59, 86–90.

Evans, J.E. şi *Caemmerer, S.* – Plant. Physiol. 1996, 110, 339–346.

Falkowski, P.G. – Ann. Rev Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1994, 45, 633–662.

Furbank, R.T. şi *Taylor, W.C.* – The Plant. Cell, 1995, 7, 797–807.

Gabrielsen, E.K. – Physiol. Plant. 1948, 1, 5–37.

Gamotakis, D.F. şi *Yokum, C.F.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1990, 41, 215–276.

Gavindjee, V. şi *Coleman, W,J.* – Scientific American. 1990, 262, 50–58.

Gibbs, M. şi *Latzko, E.* – Encycl. Plant. Physiol, vol. 6. Berlin, Heidelberg, New York, 1979.

Gifford, R.M. şi *Evans, L.T.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1981, 32, 485–509.

Glass, A.D.N. – Plant. Nutrition. Boston, 1989.

Gunning, B.E.S. şi *Ster, M.W.* – Ultrastructure and the Biology of Plant. Cells. Londra, 1975.

Gutierrez, M. ş.a. – Biochem. Syst. Ecol. 1976, 4, 47–49.

Gutteridge, S. şi *Gatenby, A.A.* – The Plant. Cell. 1995, 7, 809–819.

Hatch, M.D. şi *Osmond, C.B.* – Encycl. Plant. Phisyol, vol. 3. Stocking şi Heber edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

Hatch, M.D. – Biochem. Biophys. Acta. 1988, 895, 81–106.

Hay, R.K.M. şi *Walker, A.J.* – An Introduction to the Physiology of Crop Yield. Londra, 1992.

Hesketh, J.D. – Crop Sci. 1963, 3, 493–496.

Holmgren, A. – Ann. Rev. Biochem. 1985, 54, 237–271.

Ida, K. – Plant. Cell Biol. 1976, 17, 355–363.

Kelly, G.J. ş.a. – Progr. Bot. 1989, 50, 74–101.

Keys, A.J. ş.a. – J. Expt. Bot. 1977, 28, 525–533.

Kisaki, T. – Plant. Cell Physiol. 1973, 14, 505–514.

Kleiring, H. şi Wischer, M. – Z. Pflanzenphysiol. 1968, 58, 248–251.

Kneth,R. ş.a. – Z. Pflanzenphysiol. 1980, 98, 365–370.

Knox, R.S. – în Topics in Photosynthesys, vol. 11, New York, Oxford, 1977.

Kortschak, M.P., Hartt, C.E. şi *Burr, B.O.* – Plant. Physiol. 1965, 40, 209–213.

Ku, S.B. ş.a. – Plant. Physiol. 1977, 59, 868–872.

Lawlor, D.W. şi *Fock, M.* – Planta (Berlin). 1975, 126, 247–258.

Lawlor, D.W. – J. Exp. Bot. 1995, 46, 1449–1461.

*Lea, P.J.*şi *Miflin, B.J.* – în The Biochemistry of Plants, vol. 5. Stumpf şi Conn edit. Londra, New York, 1980.

Lichtenthaler, H.K. – Z. Naturforsch. 1982, 37, 464–475.

Melis, A. şi *Brown, J.S.* – Proc. Nat. Acad. Sci Usa. 1980, 77, 4712– 4716.

Mess, D.N. – Crop Sci. 1966, 6, 351–354.

Mohr, H. şi *Schopfer, P.* – Plant. Physiology. Berlin, Heidelberg, New York, 1995.

Montesth J.L. – în Physiological Processes Limiting Plant. Productivity. Johnson edit. Londra, 1981.

Nelson, T. şi *Langdale, J.A.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1992, 43, 25–47.

Ogren, W.L. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1984, 35, 415–442.

Ohki,K. şi *Young, C.T.* – în Photosynthesis and Plant. Development. Marcelle, Clysters şi Van Ponke edit. Haga, 1979.

Ojima, M. ş.a. – Proc. Crop. Sci. Jpn. 1965, 33, 437–442.

Ort, D.R. – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 19. Staehelin şi Armtzem edit. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1987.

Osborne, B.A. şi *Garrett, M.K.* – Plant. Cell and Environ. 1983, 6, 135–144.

Osmond, C.B. şi *Smith F.A.* – în Intracellular Communication in Plants. Gunning şi Robbards edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

*Peaelee, D.E.*şi *Moss, D.N.* – Soil Sci. Sic. Am. Proc. 1966, 30, 220–223.

Rubin, S. – Sources of Photosynthetically Effectiv Radiation and Methods of its Measurement. Praga, 1973.

Salisbury, J.L. şi *Floyd, G.L.* – J. Phycol. 1978, 14, 362–368.

Salisbury, F.B. şi *Ross, C.W.* – Plant. Physiology. Belmont, California, 1992.

Samich, Y.B. ş.a. – Plant. Physiol. 1972, 50, 28–30.

Satch, H. ş.a. – Plant. Cell Physiol. 1984, 25, 1205–1214.

Sauer, K. – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 19. Stachelin şi Armtzen edit. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1986.

Sebaneck, J. – Plant. Physiology. Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo, 1992.

Seen, J. şi *Bogorad, L.* – Plant. Physiol. 1985, 79, 1072, 1076.

Sestak, Z. – Photosynthrsis During Leaf Development. Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985.

Sorokina, G.I. – Fiziol. Rast. 1966, 13, 645–651.

Stachelin, L.A. şi *Armtzen, C.J.* – J. Cell Biol. 1983, 97, 1327–1337.

Stachelin, L.A. şi *Armtzen, C.J.* – Encycl. Plant. Physiol, vol. 19. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1986.

Terry, N. şi *Ulrich, A.* – Plant. Physiol. 1973, 51, 43–47.

Terry, N. – Plant. Physiol. 1976, 57, 477–479.

Walker, J.L. şi *Oliver, D.J.* – J. Biol. Chem. 1986, 261, 2214–2221.

Wettstein,D. ş.a. – The Plant. Cell, 1995,7, 1039–1057.

BCU IAŞI CENTRALĂ UNIVERSITARĂ LIBRARY

Capitolul 7
Biodegradarea substanţelor de rezervă

Producerea de energie în plante se realizează prin biodegradarea substanţelor de rezervă constituite în principal din glucide, precum şi din lipide şi protide. Compuşi intermediari ai procesului de biodegradare pot fi utilizaţi în scopul biosintezei substanţelor organice implicate în creşterea celulelor: proteine citoplasmatice, celuloză, substanţe pectice etc.

Glucidele constituie principalele substanţe de rezervă din plante. Seminţele de cereale conţin până la 66–70 % glucide. În plantele oleaginoase şi leguminoase predomină însă lipidele (1,9–20,0 %) şi protidele (22,0–38,0). La legume şi fructe, conţinutul mediu de substanţe energetice din 48 de specii este alcătuit în proporţie de 81,7 % din glucide, 12,9 % din protide şi 5,4 % din lipide (Burzo, 1986).

Se evidenţiază deci rolul important al glucidelor ca substanţe de rezervă. În ceea ce priveşte protidele, cu toate că au o pondere mare în unele legume şi fructe, utilizarea lor în procesul de respiraţie este relativ redusă şi are loc mai frecvent în cazuri patologice.

Prin biodegradarea completă a substanţelor de rezervă se obţine energie, dioxid de carbon şi apă.

Energia rezultată poate fi eliminată sub formă de căldură de respiraţie sau este înmagazinată în legăturile macroergice ale ATP-ului, sub formă de energie biochimică. Această energie este folosită pentru reînnoirea permanentă a proteinelor citoplasmatice (energie de întreţinere), pentru sinteza substanţelor organice de structură (energie de creştere), pentru generarea potenţialului bioelectric transmembranal sau pentru contracţia microfibrilelor de actino-miozină (energie mecanică).

Pentru producerea energiei de întreţinere se utilizează, după Loomis şi Lafite (1987), în medie 47 % din substanţele fotosintetizate. Biscoe ş.a. (1975) estimează, în cazul plantelor de orz, că respiraţia de întreţinere reprezintă 18 % din substanţele fotosintetizate, în faza timpurie de vegetaţie şi 72 % în perioada de umplere a cariopsei.

Pentru obţinerea energiei necesare pentru creştere se consumă 14 % din substanţele fotosintetizate, în cazul plantelor de porumb, 18 % la sorg şi 34 % la plantele de orz (Biscoe ş.a. ,1975).

În procesul de respiraţie se elimină aproximativ 45 % din dioxidul de carbon fixat de plantele de grâu, în fenomenul de fotosinteză (Robinson, 1973), 47 %, în cazul plantelor de porumb (Loomis şi Lafite, 1987) şi 40–60 % în cazul plantelor de orez, soia, tutun şi ierburi perene (Evans, 1993). Douce şi Day (1985) au precizat că în funcţie de specie se utilizează în procesul de respiraţie 30–60% din carbonul fixat zilnic în procesul de fotosinteză, acest procent scade pe parcursul fazelor de maturitate şi senescenţă. Pentru creşterea plantelor de *Hordeum,* se utilizează în etapele timpurii 34 % din carbonul fixat în procesul de fotosinteză, iar pentru depozitarea substanţelor de rezervă — 18 % în etapa timpurie şi 72 % la umplerea cariopselor.

Primele etape ale procesului de biodegradare a substanţelor de rezervă nu sunt însoţite de eliberarea de energie, aceasta realizându-se doar în etapele finale, când produşii intermediari de biodegradare a substanţelor de rezervă sunt metabolizaţi în ciclul respirator Krebs.

7.1. Biodegradarea aerobă a substanţelor de rezervă

Biodegradarea substanţelor de rezervă se desfăşoară în trei etape *(Fig. 7.1.)*, în modul următor:

În prima etapă are loc biodegradarea enzimatică a poliglucidelor, protidelor şi lipidelor, procese ce nu generează energie.

În etapa a doua are loc biodegradarea hexozelor în ciclul glicolitic şi dezaminarea aminoacizilor, procese ce se desfăşoară în citoplasmă. Acizii graşi sunt biodegradaţi prin β-oxidare în glioxizomi. Din aceste procese rezultă o cantitate redusă de energie sau aceasta lipseşte complet.

În ultima etapă a procesului de biodegradare a substanţelor de rezervă are loc utilizarea compuşilor intermediari rezultaţi din etapele precedente (respectiv, acidul piruvic şi acetil CoA), în ciclul Krebs, proces ce se desfăşoară în mitocondrii.

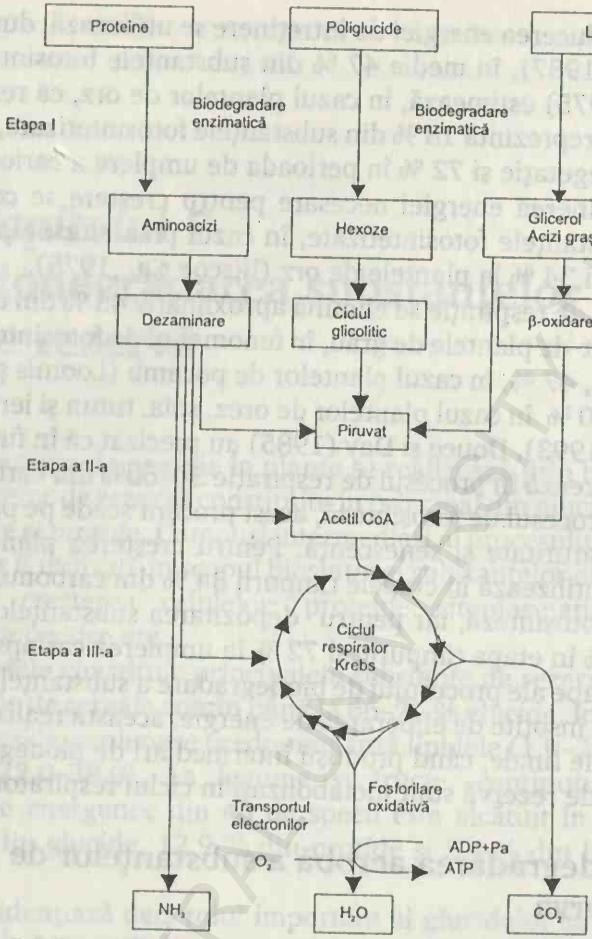


Fig. 7.1. Etapele procesului de biodegradare a substanţelor din plante

7.1.1. Biodegradarea glucidelor

Glucidele reprezintă principalele substanţe biodegradabile, la cele mai multe specii de plante, dar pentru producerea de energie se pot utiliza şi lipidele, aşa cum este cazul la *Helianthus annuus*.

Amidonul depozitat în amiloplaste este hidrolizat sub acţiunea a două amilaze (α- şi β- amilază), care se biosintetizează în reticulul endoplasmatic.

Biodegradarea granulelor de amidon are loc, de obicei, la interiorul amiloplastului. La seminţele de *Phaseolus, Pisum, Glycine* şi *Vicia* s-a constatat ruperea învelişului amiloplastului şi eliberarea amidonului în citoplasmă (Juliano şi Varner,1969). Pe parcursul germinării

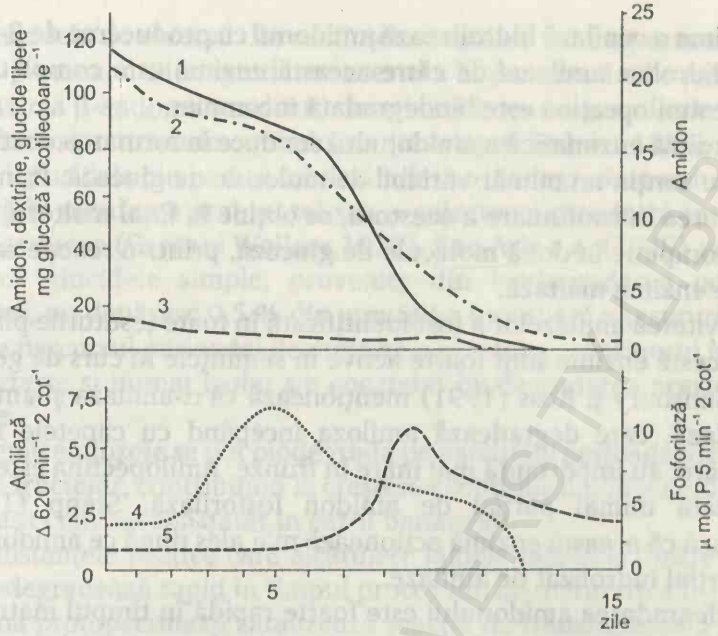


Fig. 7.2. Modificarea conţinutului în glucide şi activitatea unor enzime din cotiledoanele de *Pisum*: 1 — amidon; 2 — dextrine; 3 — glucide solubile; 4 — activitatea aminofosforilazei; 5 — activitatea amilazei

seminţelor, când biodegradarea glucidelor se intensifică, activitatea amilazei şi a amidon fosforilazei prezintă un maximum *(Fig. 7.2.)*.

În cazul tuberculilor de cartof, ruperea învelişului amiloplastului are loc încă din faza de acumulare a amidonului, iar biodegradarea acestuia are loc treptat, corelat cu nevoile energetice ale celulelor.

În scutelumul seminţelor de cereale în curs de germinare are loc sinteza giberelinelor, care migrează în stratul celulelor cu aleuronă, unde induc biosinteza amilazelor. Aceste enzime sunt transportate în endosperm unde determină biodegradarea amidonului la maltoză şi în final la glucoză. Acumularea acestor glucide determină inhibarea biosintezei altor enzime hidrolitice, reglând astfel ritmul de biodegradare a amidonului (Jones şi Armstrong, 1971).

Manners (1985) presupune că numai α-amilaza atacă grăunciorul intact de amidon la legăturile 1,4-α-glicozidice, β-amilaza şi amidon fosforilaza fiind implicate în biodegradarea produşilor rezultaţi din acţiunea α-amilazei.

Enzima α-amilază hidrolizează amidonul cu producerea de β-maltoză. Hidroliza amilozei de către această enzimă este completă, în timp ce amilopectina este biodegradată incomplet.

Hidroliza enzimatică a amidonului conduce la formarea dextrinelor, care conţin un număr variabil de molecule de glucoză. Prin biodegradarea în continuare a acestora, se obţine în final maltoza, care se descompune în două molecule de glucoză, printr-o reacţie catalizată de enzima maltază.

Activitatea amilazelor a fost identificată în toate ţesuturile plantelor şi aceste enzime sunt foarte active în seminţele în curs de germinare. Salisbury şi Ross (1991) menţionează că α-amilaza şi amidon fosforilaza, care degradează amiloza începând cu capetele nereducătoare, au importanţă mai mare în frunze. Amilopectina este biodegradată numai parţial de amidon fosforilază. Stenp (1988) apreciază că această enzimă acţionează mai ales după ce amidonul a fost parţial hidrolizat de amilaze.

Biodegradarea amidonului este foarte rapidă în timpul maturării fructelor sau pe parcursul germinării seminţelor sau a tuberculilor. Astfel, Loesecke (1949) a constatat că în 11 zile, conţinutul în amidon din banane a scăzut de la 20,6 la 1,2%, concomitent cu creşterea glucidelor reducătoare de la 0,8 la 6,8 %.

Fructanii din bulbii de ceapă sunt biodegradaţi în prezenţa a două fructan-exohidrolaze (β-fructofuranozidaze), biosintetizate de tonoplast, cu producerea de fructoză. Aceasta este transformată în zaharoză, care prin acumulare determină inhibarea celor două hidrolaze, printr-un mecanism *feedback*, ceea ce împiedică degradarea rapidă a fructanilor.

Inulina din rădăcinile tuberizate de *Dahlia* este biodegradată de β-fructofuranozidaze, cu formarea de fructoză şi zaharoză. Acumularea zaharozei determină inhibarea activităţii β-fructofuranozidazelor, printr-o reacţie de tip *feedback*, care reglează ritmul de biodegradare a fructanilor, împiedicând biodegradarea lor rapidă.

Zaharoza rezultată din acest proces este hidrolizată în prezenţa invertazei la glucoză şi fructoză. Invertaza a fost identificată în citoplasmă, vacuolă şi uneori în pereţii celulari (Stommel şi Simon, 1990). O altă enzimă implicată în biodegradarea zaharozei este zaharozo-sintetaza, denumită astfel pentru că reacţia catalizată de această enzimă este reversibilă.

Glucidele de rezervă din seminţele de salată sunt reprezentate de (1,4)-β-manani. Biodegradarea acestora la β-manoză este catalizată de enzima β-endomanozidază, sintetizată în endosperm şi de β–manozidază sintetizată în cotiledoane (Bewley şi Holmes,1980).

Poliglucidele din pereţii celulari suferă o biodegradare redusă care constă în pierderea arabinozei sau a galactozei care intră în constituţia acestora (Gross şi Wallaer,1979). Ben Arie ş.a. (1979) au apreciat că glucidele simple, provenite din biodegradarea pereţilor celulari, nu depăşesc 0,5 % din greutatea proaspătă a ţesuturilor.

Pe parcursul perioadei de creştere a plantelor, conţinutul în celuloză creşte şi numai izolat s-a constatat biodegradarea acestei substanţe.

Hemicelulozele se pot biodegrada pe parcursul perioadei de maturare a fructelor, contribuind la creşterea conţinutului în glucide solubile, aşa cum s-a constatat în cazul bananelor.

Substanţele pectice care alcătuiesc lamela mediană dintre celule se biodegradează rapid în timpul procesului de maturare a fructelor. Enzima protopectinază catalizează reacţia de transformare a protopectinei insolubile în pectină solubilă. Acest compus este demetilat sub acţiunea pectinmetilesterazei, rezultând alcool metilic şi acizi pectici, care, la rândul lor, sunt biodegradaţi în prezenţa poligalacturonazei până la acizi poligalacturonici. Determinările efectuate de Loesecke (1949), la banane, au precizat că pe parcursul a 11 zile de maturare, conţinutul în substanţe pectice a scăzut de la 0,53 % la 0,22 %.

Etapa a doua a procesului de biodegradare a glucidelor se desfăşoară în citoplasmă. Glucoza şi fructoza care rezultă din procesele de biodegradare a poliglucidelor sunt metabolizate prin **ciclul glicolitic** , în condiţii de anaerobioză , rezultând ca produs final acidul piruvic. După Sebaneck (1992), glicoliza reprezintă prima etapă a procesului de respiraţie.

În ciclul glicolitic se desfăşoară următoarele reacţii: glucoza este fosforilată în prezenţa enzimei glucokinază, cu formarea glucozo-6-fosfatului. Acesta, în prezenţa fosfoizomerazei, este izomerizat în fructozo-6-fosfat, care prin fosforilare formează fructozo-1,6-difosfatul. Prezenţa celor două legături fosforice din moleculă slăbeşte legătura dintre $C_3 - C_4$, astfel încât sub influenţa unei aldolaze se formează o moleculă de aldehidă fosfoglicerică şi una de dihidroxiacetonfosfat *(Fig 7.3.)*. Dihidroxiacetonfosfatul este izomerizat la aldehidă fosfoglicerică.

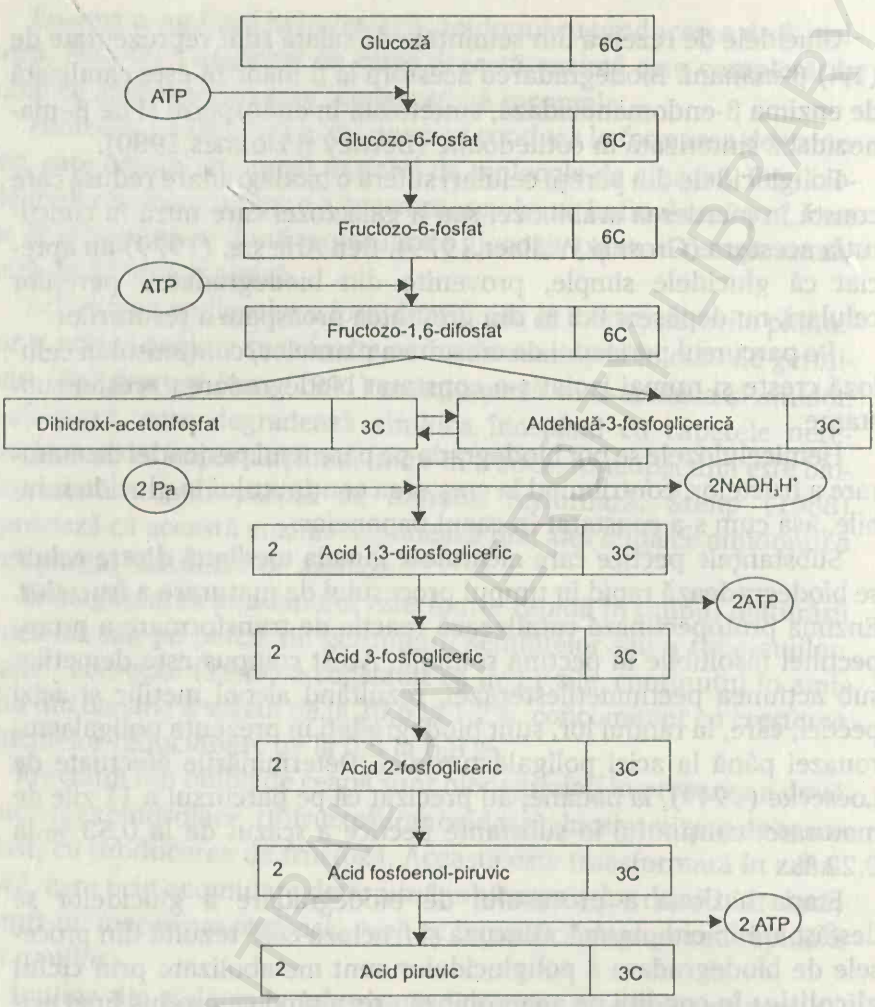


Fig 7.3. Biodegradarea glucidelor prin ciclul glicolitic

Oxidarea şi fosforilarea moleculei de aldehidă-3-fosfoglicerică se realizează enzimatic, concomitent cu reducerea unei molecule de NAD^+, rezultând acidul-1,3-difosfogliceric. Acesta, printr-o reacţie de defosforilare, se transformă în acid-3-fosfogliceric şi ATP. În prezenţa fosfogliceromutazei, acidul-3-fosfogliceric se transformă în acid 2-fosfogliceric.

În prezenţa enolazei, acidul 2-fosfogliceric se transformă în acid 2-fosfoenolpiruvic, care fiind un compus instabil, prin defosforilare, se transformă în acid enolpiruvic şi în final în acid piruvic.

Bilanţul energetic al glicolizei este următorul: dintr-o moleculă de glucoză rezultă 2 mol de $NADH+H^+$ şi 4 mol de ATP. Fiecare mol de $NADH+H^+$ corespunde cu 3 mol de ATP. Energia biochimică produsă se acumulează deci în 10 mol de ATP, din care 2 se consumă pentru fosforilarea glucozei şi a fructozei. Câştigul net îl reprezintă deci energia acumulată în 8 mol de ATP, ceea ce corespunde cu 240 kJ.

Controlul glicolizei se realizează pe mai multe căi. După Turner şi Turner (1980), fosfofructokinaza şi piruvatkinaza sunt principalele enzime care controlează acest ciclu metabolic. Activitatea fosfofructokinazei este inhibată de ATP, fosfoenolpiruvat, acid citric şi este stimulată de anionul fosfat (Copeland şi Turner, 1987). De asemenea, NAD-ul stimulează glicoliza, în timp ce NADH-ul are un efect contrar.

O altă cale de biodegradare a glucidelor o reprezintă **ciclul pentozofosfat**, cunoscut şi sub denumirea de "ciclul Dickens-Horecker". Douce şi Day (1985) consideră că acest ciclu biochimic se desfăşoară în plastide, dar are loc şi în citoplasmă.

În acest ciclu are loc oxidarea glucozo-6- fosfatului, care este dehidrogenat în prezenţa glucozo-6-fosfat dehidrogenazei la glucono-lactonă. Această lactonă este dehidrogenată rapid în prezenţa unei lactonaze, cu formarea de 6-fosfogluconat. Enzima 6-fosfogluconat dehidrogenază catalizează decarboxilarea oxidativă a 6-fosfogluconatului cu producerea de ribulozo-5-fosfat *(Fig. 7.4.)*.

Sub acţiunea unei izomeraze, ribulozo-5-fosfatul se transformă în ribozo-5-fosfat, iar sub acţiunea epimerazei, rezultă xilulozo-5-fosfatul. În prezenţa transacetolazei, cele două substanţe sunt transforma-

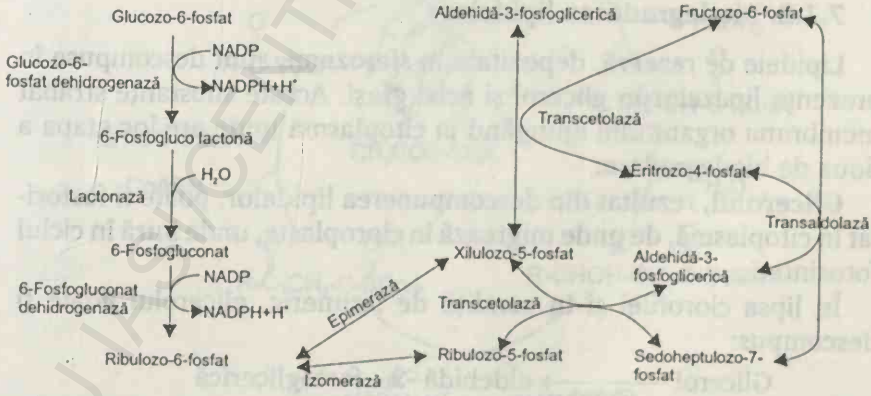


Fig 7.4. Ciclul pentozofosfat

te în aldehidă-3-fosfoglicerică şi sedoheptulozo-7-fosfat. În prezenţa transaldolazei şi a transcetolazei, din aceste substanţe se formează eritrozo-4-fosfatul şi fructozo-6-fosfatul.

Rees (1988) consideră că ciclul pentozofosfat este o cale alternativă împreună cu glicoliza în procesul de biodegradare a glucidelor.

Activitatea ciclului pentozofosfat se modifică pe parcursul perioadei de vegetaţie a plantelor. Astfel, în cazul fructelor, activitatea ciclului pentozofosfat este mai intensă în perioada ce precede maturarea şi scade în timpul maturării, când se constată de altfel intensificarea ciclului glicolitic (Hulme,1970).

Reglarea activităţii ciclului pentozofosfat se realizează prin limitarea activităţii enzimei glucozo-6-fosfat dehidrogenază. Activitatea acestei enzime este inhibată de $NADPH+H^+$. Ca urmare, toate procesele care favorizează transformarea $NADPH+H^+$-ului în $NADP^+$ stimulează ciclul pentozofosfat (ex. biosinteza acizilor graşi, a carotenilor, sterolilor etc.).

Importanţa acestui ciclu constă în faptul că se biosintetizează ribulozo-5-fosfatul, utilizat în procesul de fotosinteză, ribozofosfatul, component al acizilor nucleici, eritrozo-4-fosfatul implicat în biosinteza acidului shikimic şi a compuşilor fenolici, precum şi $NADH+H^+$-ul, necesar pentru reacţiile de reducere.

În ciclul pentozofosfat se formează 12 molecule de $NADH+H^+$, care sunt utilizate în diferite procese de biosinteză, ceea ce reprezintă acumularea unei energii biochimice echivalentă cu 36 mol ATP, adică 1080 kJ.

7.1.2. Biodegradarea lipidelor

Lipidele de rezervă, depozitate în sferozomi, sunt descompuse în prezenţa lipazelor în glicerol şi acizi graşi. Aceste substanţe străbat membrana organitului ajungând în citoplasmă unde are loc etapa a doua de biodegradare:

Glicerolul, rezultat din descompunerea lipidelor, poate fi fosforilat în citoplasmă, de unde migrează în cloroplaste, unde intră în ciclul fotosintetic.

În lipsa clorofilei şi în condiţii de întuneric, glicerolul poate fi descompus:

$$\text{Glicerol} \xrightarrow[\text{Glicoliză}]{} \text{aldehidă–3 – fosfoglicerică}$$

$$\longrightarrow \text{acid piruvic} \xrightarrow[\text{Ciclul Krebs}]{} CO_2 + H_2O + \text{energie}$$

Metabolizarea glicerolului în ciclul glicolitic, până la acid piruvic, determină formarea a 6 mol de ATP.

Modul de transport al acizilor graşi din sferozomi în glioxizomi nu este bine precizat. Salisbury şi Ross (1991) au constatat că de multe ori sferozomii şi glioxizomii se află în contact direct, ceea ce favorizează transportul acestora dintr-un organit în altul.

Biodegradarea acizilor graşi are loc în glioxizomi şi numai într-o mică măsură în peroxizomi şi în mitocondrii. Acest proces se realizează prin β-oxidare, care se desfăşoară sub forma unei spirale, fiecare spiră corespunzând cu formarea unui acid gras cu 2 atomi de carbon mai puţin şi cu eliberarea unei molecule de acetil CoA (CH_3 – CO – SCoA). Această secvenţă generează 5 mol de ATP, iar dintr-un acid gras cu 18 atomi de carbon rezultă 9 mol de acetil CoA, care corespund cu 45 mol de ATP, respectiv 1350 kJ energie biochimică *(Fig. 7.5.)*.

Metabolizarea acetilcoenzimei A poate fi orientată şi în direcţia resintezei acizilor graşi şi a lipidelor, pentru sinteza glucidelor prin gluconeogeneză, ca substrat în ciclul mevalonat etc.

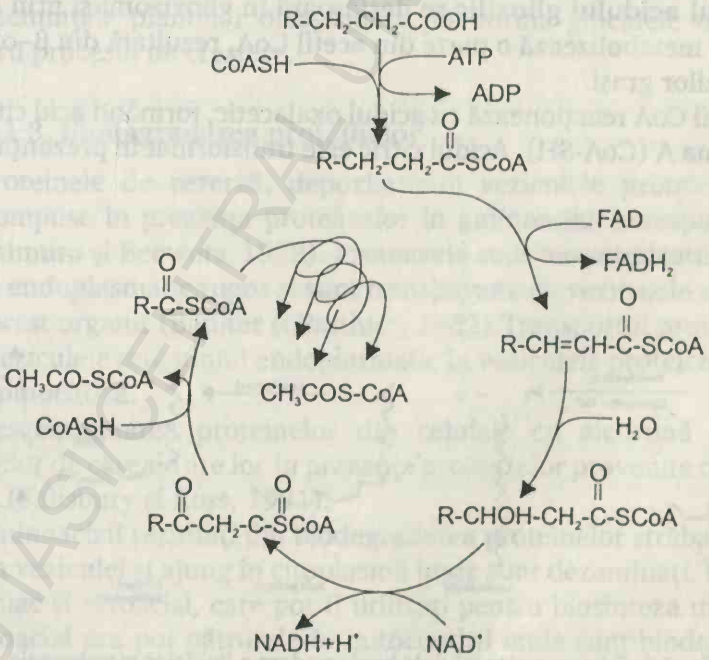


Fig. 7.5. Degradarea acizilor graşi prin β-oxidare

În seminţele plantelor oleaginoase, procesul de β-oxidare se poate desfăşura şi în peroxizomi. De asemenea, Durand (1986) menţionează că circa 10 % din acizii graşi din celule sunt biodegradaţi în mitocondrii. În schimb Harwood (1989) consideră că mitocondriile din ţesuturile vegetale nu sunt capabile să desfăşoare procesul de β-oxidare.

Luttge, Kluge şi Bauer (1992) subliniază că transportul acizilor graşi prin membrana mitocondrială se face după activarea acestora de către CoA-SH şi legarea de o moleculă de carnitină, cu formarea de acilcarnitină. În matricea mitocondrială carnitina este eliberată, iar reziduul acil este transferat pe molecula de CoA-SH, rezultând acil CoA care este biodegradat prin β-oxidare.

Biodegradarea fosfolipidelor din membranele plasmatice are loc în prezenţa fosfolipazelor *(Fig. 7.6.)*. Acizii graşi rezultaţi sunt biodegradaţi în prezenţa lipoxigenazei, cu formare de hidroxiperoxizi ai acizilor graşi (Veen şi Kwakkenbos,1984). Aceştia sunt descompuşi în continuare, rezultând malondialdehidă, hidrocarburi volatile (etilenă, etan, pentan), acid jasmonic şi radicali liberi (superoxid, hidroxil). Acest proces se desfăşoară în citoplasmă.

Ciclul acidului glioxilic se desfăşoară în glioxizomi şi prin acest ciclu se metabolizează o parte din acetil CoA, rezultată din β–oxidarea acizilor graşi.

Acetil CoA reacţionează cu acidul oxalacetic, formând acid citric şi coenzima A (CoA-SH). Acidul citric este transformat în prezenţa aco-

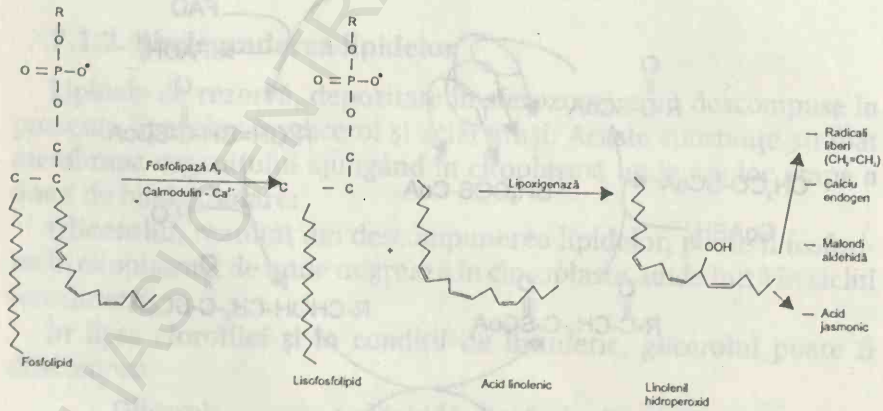


Fig. 7.6. Schema procesului de biodegradare a lipidelor membranale

nitazei în acid izocitric. În prezenţa izocitrat liazei, acidul izocitric se rupe într-o moleculă de acid glioxilic şi una de acid succinic *(Fig. 7.7.)*.

Acidul glioxilic împreună cu o moleculă de acetil CoA formează acidul malic, care regenerează acidul oxalacetic, iniţiindu-se astfel un nou ciclu. Acidul succinic poate fi transportat în mitocondrii, unde este metabolizat prin ciclul Krebs până la acid oxalacetic.

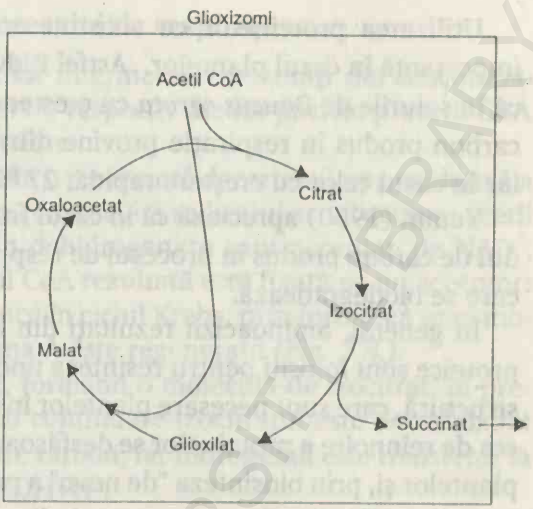


Fig. 7.7. Ciclul acidului glioxilic

Transportat în citoplasmă, acidul oxalacetic formează acid piruvic, care prin glicoliză inversă generează glucoză, fructoză sau zaharoză.

Ciclul acidului glioxilic reprezintă principala cale prin care lipidele din seminţele plantelor oleaginoase pot forma glucidele necesare pentru procesul de creştere.

7.1.3. Biodegradarea proteinelor

Proteinele de rezervă, depozitate în veziculele proteice, sunt descompuse în prezenţa proteazelor în aminoacizii corespunzători (Nishimura şi Beewers, 1978). Proteazele sunt biosintetizate în reticulul endoplasmatic rugos şi sunt transportate de veziculele derivate din acest organit (Baulter şi Parthier, 1982).Transportul proteazelor din veziculele reticulului endoplasmatic în veziculele proteice se face prin pinocitoză.

Descompunerea proteinelor din celulele cu aleuronă ale seminţelor de cereale are loc în prezenţa proteazelor provenite din lizozomi (Salisbury şi Ross, 1991).

Aminoacizii rezultaţi din biodegradarea proteinelor străbat membrana veziculei şi ajung în citoplasmă unde sunt dezaminaţi. Rezultă amoniac şi cetoacizi, care pot fi utilizaţi pentru biosinteza unor noi aminoacizi sau pot pătrunde în mitocondrii unde sunt biodegradaţi prin ciclul Krebs.

Utilizarea proteinelor ca substrat energetic este de mai mică importanţă în cazul plantelor. Astfel Bidwell ş.a. (1964) au apreciat că în soiurile de *Daucus carota* cu creştere lentă, 7 % din dioxidul de carbon produs în respiraţie provine din biodegradarea proteinelor, iar în cazul celor cu creştere rapidă, 27 % provin din proteine.

Yemm (1950) apreciază că în cazul frunzelor, 20–40 % din dioxidul de carbon produs în procesul de respiraţie provine din proteinele care se biodegradează.

În general, aminoacizii rezultaţi din biodegradarea substanţelor proteice sunt folosiţi pentru resinteza unor noi proteine active sau de structură, care sunt necesare plantelor în etapa respectivă. Acest proces de reînnoire a proteinelor se desfăşoară pe toată durata de viaţă a plantelor şi, prin biosinteza "de novo" a protein-enzimelor, constituie una din căile de adaptare a metabolismului la condiţiile mediului înconjurător.

În etapa a treia de biodegradare a substanţelor de rezervă se utilizează acidul piruvic şi acetil CoA, rezultate din biodegradarea glucidelor, lipidelor şi a protidelor şi se desfăşoară în mitocondrii.

7.2. Ciclul Krebs

Respiraţia aerobă reprezintă etapa finală a procesului de biodegradare a substanţelor de rezervă, care se desfăşoară în mitocondrii şi din care rezultă energie, dioxid de carbon şi apă.

Respiraţia reprezintă procesul invers fotosintezei. Prima etapă a acestui proces se desfăşoară în matricea mitocondrială, unde substratul este decarboxilat şi dehidrogenat. Cea de a doua etapă se desfăşoară în membrana internă mitocondrială. $NADH+H^+$-ul rezultat din dehidrogenarea substratului este descompus enzimatic rezultând NAD^+, electronii care sunt transportaţi de un lanţ de substanţe transportoare până la oxigen care este activat şi protoni a căror energie de transport prin pompele de protoni este utilizată la sinteza ATP-ului şi care împreună cu oxigenul activat formează apa de respiraţie.

Reacţiile biochimice care au loc în respiraţia aerobă sunt cunoscute sub denumirea de ciclul Krebs, ciclul acizilor di-tri-carboxilici sau ciclul acidului citric.

7.2.1. Mecanismul procesului de respiraţie

Biodegradarea compuşilor intermediari rezultaţi din descompunerea substanţelor de rezervă, respectiv acidul piruvic şi acetil CoA se realizează în modul următor:

Prima etapă a acestui ciclu o reprezintă decarboxilarea oxidativă a acidului piruvic, reacţie din care rezultă radicalul acetil activat: acetil CoA. Protonii proveniţi din dehidrogenare sunt acceptaţi de NAD^+, rezultând $NADH+H^+$. Acetil CoA rezultată este fixată pe un acceptor: oxalacetatul, care o introduce în ciclul Krebs, prin formarea unei molecule de citrat, iar coenzima A este regenerată *(Fig. 7.8.)*.

Citratul este izomerizat, formând o moleculă de izocitrat, în prezenţa enzimei aconitază. În continuare izocitratul este decarboxilat la α-cetoglutarat şi dioxid de carbon, iar hidrogenul este transferat la NAD^+, care se reduce la $NADH+H^+$.

α-Cetoglutaratul este decarboxilat în prezenţa enzimei cetoglutarat dehidrogenază, rezultând succinil CoA, dioxid de carbon şi $NADH+H^+$. Succinil CoA este convertită la succinat şi ATP, în prezenţa enzimei succinil CoA sintetază.

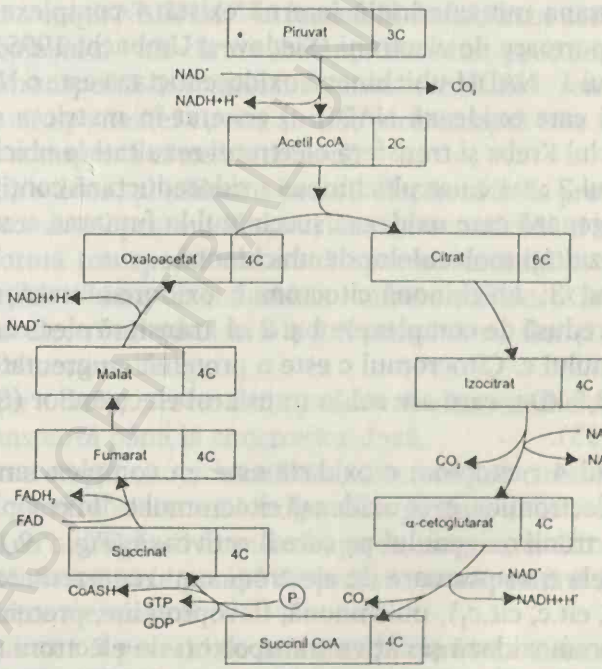


Fig. 7.8. Ciclul Krebs

În etapa următoare, succinatul este dehidrogenat în prezenţa enzimei succinic dehidrogenază, cu formare de fumarat. Fumaraza catalizează reacţia de convertire a fumaratului în malat.

Ultima etapă a ciclului Krebs o reprezintă dehidrogenarea malatului la oxalacetat, în prezenţa enzimei malic dehidrogenază. Hidrogenul rezultat este utilizat la reducerea NAD-ului la $NADH+H^+$.

Dioxidul de carbon se formează din decarboxilarea acizilor: piruvic, izocitric şi α-cetoglutaric. Ca urmare a faptului că dintr-o moleculă de hexoză rezultă 2 molecule de acid piruvic, prin metabolizarea acestuia se formează 6 molecule de dioxid de carbon.

Oxidarea şi dehidrogenarea acizilor piruvic, izocitric, α-cetoglutaric, succinic şi malic este efectuată de NAD^+, FAD^+ sau GDP^+, care se reduc, pentru ca apoi, prin oxidare, să elibereze electronii şi protonii. Eliberarea electronilor şi a protonilor are loc la nivelul membranei mitocondriale interne.

Transportul electronilor se realizează cu participarea unui lanţ de substanţe oxidoreducătoare care, primind electronul, se reduc, pentru ca apoi să îl cedeze oxidându-se.

În membrana mitocondrială internă există 4 complexe de substanţe transportoare de electroni (Siedoẅ şi Umbach, 1995).

Complexul 1 : NADH-ubichinonă oxidoreductază este o NADH dehidrogenază care oxidează NADH-ul generat în matricea mitocondrială, în ciclul Krebs şi transferă electronii rezultaţi la ubichinonă.

Complexul 2 : succinat:ubichinonă oxidoreductază conţine succinat dehidrogenază care oxidează succinatul la fumarat, transferând electronii rezultaţi moleculelor de ubichinonă.

Complexul 3: ubichinonă:citocrom c oxidoreductază oxidează ubichinona redusă de complexele 1 şi 2 şi transferă electronii rezultaţi citocromului c. Citocromul c este o proteină cu greutatea moleculară de 12,5 kDa, care are rol în transferul electronilor (Siedow şi Umbach, 1995).

Complexul 4 : citocrom c oxidază este un complex terminal de transfer al electronilor, care oxidează citocromul c din complexul 3 şi cedează electronii oxigenului pe care îl activează *(Fig. 7.9.)*.

Substanţele transportoare de electroni sunt reprezentate de citocromi (cit.b, cit.c, cit.c_1), ubichinonă, flavoproteine, proteine cu fier şi sulf, citocromoxidază şi câţiva transportori de electroni care încă nu sunt bine identificaţi (Douce şi Neuberger, 1989). Citocromii şi proteinele cu fier şi sulf pot transporta simultan numai un electron, în

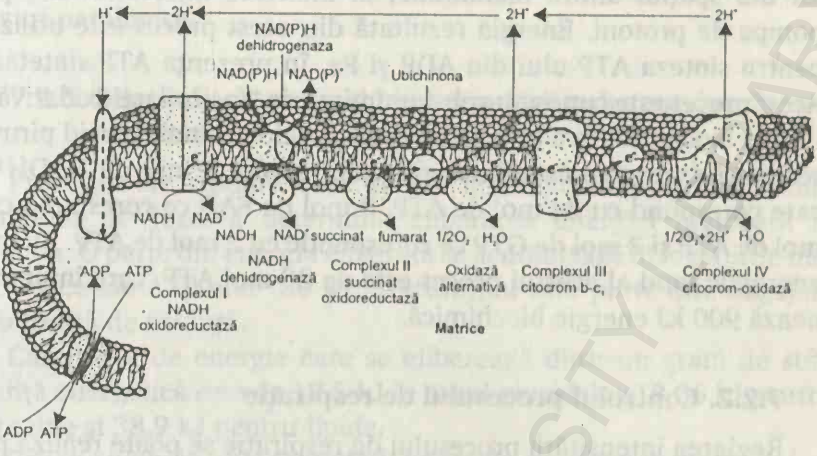


Fig. 7.9. Schema lanţului transportor de electroni din mitocondrii

timp ce ubichinona şi flavoproteinele pot transporta simultan 2 electroni şi 2 protoni.

În prima etapă NADH+H^+-ul format în ciclul Krebs cedează 2 electroni complexului I ale cărui substanţe se reduc, precum şi 2 protoni pe care îi transportă în spaţiul intermembranal. Electronii îi cedează în continuare proteinei cu fier şi sulf, care acceptă câte un electron, pe care îl transportă către ubichinonă.

În etapa a doua, ubichinona preia 2 electroni de la proteina cu fier şi sulf, precum şi 2 protoni din matricea mitocondrială şi se reduce. În această formă transportă electronii spre citocromul b, iar protonii spre spaţiul dintre membranele mitocondriale. Citocromul b transportă electronii până la o nouă proteină cu fier şi sulf, care îi transferă citocromului c_1.

În etapa a treia, citocromul c_1 cedează electronul citocromului c care îl transportă până la citocromoxidază.

În ultima etapă, citocromoxidaza, care conţine citocrom a şi citocrom a_3, cedează electronul oxigenului pe care îl activează şi care împreună cu hidrogenul formează apa de respiraţie. Citocromoxidaza serveşte şi ca a treia pompă de protoni, transportând 2 protoni în spaţiul dintre membrane.

Expulzarea a 3 perechi de protoni din matricea mitocondrială, în spaţiul dintre cele două membrane, determină un gradient pH, respectiv o forţă proton-motrice care determină transportul protoni-

lor din spaţiul dintre membrane, în matricea mitocondrială, prin pompa de protoni. Energia rezultată din acest proces este utilizată pentru sinteza ATP-ului din ADP şi Pa, în prezenţa ATP-sintetazei. Acest proces este cunoscut sub denumirea de "fosforilare oxidativă".

Din biodegradarea prin ciclul Krebs a celor 2 mol de acid piruvic, rezultaţi dintr-o moleculă de glucoză, rezultă 8 mol de $NADH+H^+$ care corespund cu 24 mol de ATP, 2 mol de FAD ce corespund cu 4 mol de ATP şi 2 mol de GTP ce corespunde cu 2 mol de ATP. Bilanţul energetic total al acestui proces este de 30 mol ATP, care înmagazinează 900 kJ energie biochimică.

7.2.2. Controlul procesului de respiraţie

Reglarea intensităţii procesului de respiraţie se poate realiza prin disponibilitatea de acceptor fosfat (ADP).

În cazul cererilor reduse de energie consumul de ATP este mic, iar disponibilitatea de ADP şi viteza de oxidare a substratului respirator este redusă. Când cerinţele pentru energie biochimică a celulelor sunt mari, ATP-ul este consumat , iar ADP-ul format stimulează activitatea fosfofructokinazei, enzimă-cheie a ciclului glicolitic şi producerea de acid piruvic. Acesta este metabolizat prin ciclul Krebs în ritm rapid, până excesul de ADP este fosforilat, cu formarea de ATP.

De Viser (1987) a precizat că fiecare celulă converteşte tot ATP-ul la ADP şi Pa de câteva ori pe minut, iar Pradet şi Raymond (1983) au calculat că 1 gram de rădăcini de porumb cu metabolismul activ transformă aproximativ 5 g de ATP pe parcursul unei zile.

După Atkinson (1968), nucleotidele din celule trebuie să se găsească într-o anumită proporţie, denumită "încărcătură de energie" (EC), pentru a putea controla respiraţia.

$$EC = \frac{ATP + ADP}{ATP + ADP + AMP}$$

Celulele cu respiraţia intensă au valoarea încărcăturii de energie cuprinsă între 0,8 şi 0,95.

O altă cale de control a procesului de respiraţie are la bază capacitatea mitocondriilor de a transporta ATP-ul în citoplasmă şi de utilizare a acestuia în procesele metabolice.

Disponibilitatea substratului respirator poate constitui o altă cale de control a intensităţii procesului de respiraţie. Dar, în general, lipsa

substratului respirator se manifestă în ţesuturile vegetale, numai în cazuri patologice.

7.2.3. Bilanţul energetic al biodegradării substanţelor de rezervă

Procesele de oxidare care au loc în timpul biodegradării substanţelor de rezervă determină eliberarea energiei înglobată în acestea. O parte din energia eliberată se acumulează în legăturile macroergice ale ATP-ului (30 kJ legătura),iar altă parte este degajată sub formă de căldură.

Cantitatea de energie care se eliberează dintr-un gram de substanţă energetică este de 17,5 kJ în cazul glucidelor,18,06 kJ pentru proteine şi 38,9 kJ pentru lipide.

Ecuaţia globală a biodegradării hexozelor prin ciclul glicolitic şi ciclul Krebs este următoarea:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O + 2870kJ$$

Din oxidarea unei molecule de glucoză se formează 8 mol de ATP în ciclul glicolitic şi 30 mol în ciclul Krebs. În cele 38 de molecule de ATP se acumulează sub formă de energie biochimică 1140 kJ (38 ATP × 30 kJ), ceea ce reprezintă 40 % din energia rezultată din procesul de biodegradare a glucidelor (2870 kJ). Restul de 60 % se elimină în mediul înconjurător sub formă de căldură.

ATP-ul reprezintă forma de depozitare şi în acelaşi timp forma sub care se transportă energia biochimică.

În cazul acizilor graşi, fiecare spiră a procesului de β-oxidare determină formarea a 5 mol de ATP. Acetil CoA rezultată din acest ciclu este metabolizată în continuare prin ciclul Krebs, din care se mai formează 12 mol de ATP. Rezultă deci că o secvenţă din biodegradarea acizilor graşi, din care rezultă un acid gras cu doi atomi de carbon mai puţin, şi metabolizarea acetil CoA prin ciclul Krebs determină formarea a 17 mol de ATP, ceea ce corespunde cu producerea a 510 kJ energie biochimică. Metabolizarea unui acid gras cu 18 atomi de carbon produce deci formarea a 153 mol de ATP în care se acumulează 4590 kJ energie biochimică.

Cercetările recente au dovedit că la maturitate şi în faza de senescenţă a plantelor se produce o cantitate redusă de ATP. Aceasta se datoreşte existenţei **ciclului respirator alternativ**, denumit uneori şi "ciclul respirator cianidin intensiv". În cazul acestui ciclu respirator,

transportul electronilor este scurtcircuitat la nivelul ubichinonei care îi transferă spre o proteină terminală: ubichinol-oxidază, care are randamentul de 10 ori mai mare comparativ cu cel al citocromoxidazei (Douce şi Day, 1985). Această proteină terminală cedează electronii oxigenului pe care îl activează şi care produce apă (Moore şi Siedow, 1991). În timpul transportului electronilor nu se generează un gradient protonic şi, ca urmare, energia se elimină sub formă de căldură, fără sinteza de ATP (Siedow şi Umbach, 1995).

Oxidaza alternativă are greutatea moleculară de aproximativ 32 kDa şi conţine probabil în situsul activ de reducere a oxigenului unul sau două metale cuplate (Moore şi Siedow,1991).

Ciclul respirator alternativ a fost identificat în tuberculii de *Solanum tuberosum*, dar Siedow şi Murgrave (1987) au constatat prezenţa acestuia în multe specii de plante. Bohr şi Bonner (1973) consideră că în ţesuturile în care predomină acizii organici, ciclul respirator alternativ este predominant.

După Douce şi Neuburger (1989), respiraţia alternativă intră în funcţiune când transportorii celuilalt ciclu respirator sunt saturaţi cu electroni, în timp ce Lambs (citat de Douce şi Day, 1985) consideră că se manifestă în ţesuturile cu exces de glucide, care nu pot fi depozitate.

Diminuarea ritmului de producere a energiei biochimice are drept consecinţă reducerea intensităţii proceselor de biosinteză şi a cantităţii de energie de întreţinere, ceea ce conduce la deteriorarea ultrastructurii şi moartea celulelor.

Thiman (1980) consideră că în ţesuturile vegetale ambele cicluri sunt funcţionale, dar ponderea unuia sau a altuia este dependentă de numeroşi factori. Astfel, ciclul respirator alternativ este stimulat de factorii de stres şi se intensifică în faza de senescenţă. Etilena stimulează trecerea de la ciclul respirator normal (cianidin sensibil) la ciclul respirator alternativ, ceea ce stimulează instalarea fazei de senescenţă. S-a constatat, de asemenea, că seminţele, în faza iniţială a imbibiţiei, au respiraţie alternativă.

În timpul desfăşurării respiraţiei alternative se produce de 4–5 ori mai multă energie calorică, faţă de ciclul respirator cianidin sensibil.

Etilena care este hormonul de maturare al plantelor are un efect stimulator asupra trecerii de la respiraţia cianidin sensibilă la cea cianidin intensivă, ceea ce contribuie la instalarea fazei de senescenţă.

Goodwin şi Mercer (1986) au constatat că seminţele mai multor specii de plante au o respiraţie cianidin intensivă în perioada de imbibiţie, după care se trece la respiraţia cianidin sensibilă.

În cazul respiraţiei cianidin sensibile raportul dintre procesele de fosforilare şi cele de oxidare, respectiv, raportul P/O are valoarea 1, în timp ce în cazul respiraţiei cianidin intensive valoarea acestui raport este 3.

7.2.4. Natura substanţelor utilizate în procesul de respiraţie

Principalele substanţe utilizate ca substrat respirator sunt cele de rezervă: glucidele, lipidele şi protidele. Alături de aceste substanţe sunt utilizate în procesul de respiraţie şi acizi organici, alcooli, aldehide, hidrocarburi etc.

Oxidarea acestor substanţe are loc în prezenţa oxigenului, care este absorbit din atmosferă, iar dioxidul de carbon rezultat este eliminat în mediul înconjurător.

În funcţie de compoziţia substanţelor oxidate, se absorb şi se elimină cantităţi diferite de oxigen şi, respectiv, de dioxid de carbon. Raportul dintre cantitatea de dioxid de carbon eliminat şi cea de oxigen absorbit este cunoscut sub denumirea de *cât* sau *coeficient respirator*.

Din ecuaţia globală a oxidării unei molecule de hexoză prin ciclul glicolitic şi ciclul Krebs, rezultă că se degajă 6 mol de dioxid de carbon şi se absorb 6 mol de oxigen. Valoarea coeficientului respirator este egală cu unitatea.

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O$$

În cazul folosirii acizilor organici ca substrat respirator, coeficientul respirator este mai mare ca unitatea, deoarece acizii organici au molecula bogată în oxigen. De exemplu, în cazul oxidării acidului oxalic, coeficientul respirator este 4.

$$2C_2O_4H_2 + O_2 \longrightarrow 4CO_2 + 2H_2O$$

$$Qr = \frac{4CO_2}{1\,O_2} = 4$$

Utilizarea lipidelor ca substrat respirator este frecvent întâlnită la seminţele plantelor oleaginoase. La aceste specii coeficientul respirator este subunitar. Astfel, oxidarea unei molecule de acid stearic are loc conform reacţiei:

$$C_{11}H_{36}O_2 + 26O_2 \longrightarrow 18CO_2 + 18H_2O$$

$$Qr = \frac{18CO_2}{26\ O_2} = 0,69$$

Valoare subunitară a coeficientului respirator se constată şi în cazul utilizării proteinelor ca substrat respirator. Valoarea coeficientului respirator, în cazul oxidării complete a aminoacizilor, este de aproximativ 0,8. Trebuie menţionat însă faptul că utilizarea proteinelor ca substrat respirator este frecvent întâlnită în cazuri patologice.

Rezultă deci că în cazul unui coeficient respirator unitar, substratul oxidat este constituit din glucide, coeficientul respirator supraunitar indică utilizarea acizilor organici, iar coeficientul subunitar indică utilizarea lipidelor.

Valoarea coeficientului respirator şi deci natura substanţelor utilizate în procesul de respiraţie se modifică pe parcursul perioadei de vegetaţie. Astfel, în cazul unor fructe: tomate, coacăze, prune, zmeură etc. s-a constatat că în primele faze ale formării lor, coeficientul respirator este 0,85. Pe parcursul perioadei de maturare valoarea acestui coeficient creşte la 1,25 şi apoi la 2,70, indicând utilizarea acizilor organici ca substrat respirator.

În cazul bananelor, coeficientul respirator scade în perioada de climacteric de la 1,0 la 0,8, iar la tuberculii de cartof, aflaţi în faza de supramaturare, creşte până la 4,0 (Burton, 1982).

Cercetările efectuate de Bohling şi Hansen (1983), cu trei soiuri de mere (Golden Delicious, Frumos de Boskoop şi Gloster 69), păstrate la temperatura de 1, 15 şi 20 °C, în 11 compoziţii diferite ale atmosferei de păstrare, au scos în evidenţă că nu există diferenţe semnificative între valorile coeficientului respirator, care a variat între 1,03 şi 1,15.

Valoarea coeficientului respirator variază şi în funcţie de specie sau organul analizat astfel:

Grâu, seminţe germinate	1,0
In, seminţe germinate	0,65
In, seminţe în curs de germinare	1,22
Măr, fruct	1,0
Lămâie, mezocarp	2,09
Tomate, fructe	1,04 – 1,39
Mazăre, seminţe	1,00 – 1,13

7.2.5. Dinamica procesului de respiraţie

Analizele efectuate în dinamică au precizat că intensitatea procesului de respiraţie variază pe parcursul perioadei de vegetaţie. Astfel, în cazul cepei, intensitatea procesului de respiraţie este de 120 mg CO_2/kg/h (la 20°C) în perioada de creştere intensă, pentru ca la recoltare să scadă la 17,3 mg CO_2/kg/h. Cercetările efectuate de autori la plantele de *Zea mays*, în faza de maturitate în lapte, au relevat că intensitatea acestui proces variază în funcţie de natura organului între: 17, 02 mg CO_2/kg/h la rădăcină şi 517,19 mg CO_2/kg/h la panicul, precum şi cu vârsta organului *(Fig. 7.10.)*. Astfel intensitatea acestui proces este mare în cazul frunzelor tinere (403,96 mg CO_2/kg/h) şi prezintă cele mai mici valori la frunzele senescente (59,33 mg CO_2/kg/h).

Intensitatea procesului de respiraţie variază în limite mari în funcţie de specie. Astfel, valoarea medie a intensităţii procesului de respiraţie a organelor provenite de la o plantă întreagă este mai mică de 200 mg CO_2/kg/h la salată, vinete, tomate, ardei şi depăşeşte această valoare la porumb, floarea-soarelui şi sorg zaharat.

Valoarea intensităţii procesului de respiraţie variază şi în funcţie de organ, de temperatură. Determinările efectuate la organele comestibile ale legumelor şi fructelor au reliefat limitele mari de variaţie a acestui indicator fiziologic. Astfel, cea mai mică valoare a intensităţii procesului de respiraţie s-a determinat la ceapa aflată în faza de repaus vegetativ (19,1 mg CO_2/kg/h), iar cea mai mare valoare la pătrunjelul frunze (293,4 mg CO_2/kg/h), aşa după cum rezultă din datele prezentate în *tabelul 7.1.*

Cele mai multe specii de plante prezintă o dinamică similară a intensităţii procesului de respiraţie. Valorile maxime se determină în faza de diviziune şi în cea de creştere a celulelor, pentru ca în continuare intensitatea acestui proces să scadă brusc *(Fig. 7.11.)*. În perioada de maturare intensitatea procesului de respiraţie este redusă, pentru ca cele

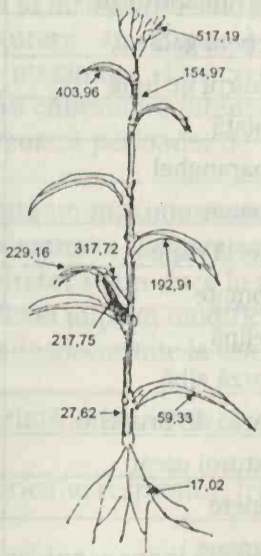


Fig. 7.10. Intensitatea respiraţiei organelor plantei de *Zea mays* (mg CO_2/kg/h)

Tabelul 7.1. **Intensitatea procesului de respiraţie a organelor comestibile ale plantelor horticole, expuse la diferite temperaturi** (mg CO_2/kg/h)

Produsul horticol	Temperatura, °C				
	0	5	10	15	20
Ardei	4,7	12,5	19,5	30,6	62,0
Bame	22,7	43,0	19,5	30,6	233,4
Cartofi	1,8	4,9	7,8	13,6	19,1
Castraveţi	3,6	5,9	8,8	14,2	20,8
Ciuperci	24,0	51,0	90,0	140,0	244,0
Ceapă uscată	2,4	3,6	5,3	8,1	11,0
Ceapă verde	30,2	52,3	76,0	102,9	140,3
Conopidă	29,2	56,9	85,2	135,7	192,1
Fasole-păstăi	18,9	31,2	60,8	104,7	161,3
Morcovi	4,9	10,1	16,4	26,1	56,2
Mazăre-păstăi	12,1	24,4	38,0	60,9	97,8
Mazăre-boabe (verde)	43,9	61,7	96,5	155,5	233,4
Pătrunjel-frunze	63,0	91,6	139,5	209,1	233,4
Pepeni galbeni	3,6	6,2	10,2	14,8	20,4
Ridichi de lună	14,8	23,3	39,2	57,2	82,5
Salată	9,2	11,5	16,0	26,1	36,3
Sparanghel	28,0	44,6	63,0	105,0	127,0
Spanac	50,0	70,0	80,0	120,0	150,0
Sfeclă roşie	4,0	7,0	11,0	17,0	19,0
Tomate	1,9	7,0	13,4	24,7	41,2
Ţelină	7,0	9,0	12,0	23,0	33,0
Varză albă	6,8	11,0	19,5	36,2	71,2
Varză de Bruxelles	17,0	30,0	50,0	75,0	90,0
Usturoi uscat	10,9	25,7	49,4	85,2	140,4
Vinete	7,7	11,6	19,6	44,8	80,0
Banane	13,4	18,2	23,1	50,2	100,0
Căpşune	17,3	30,5	59,5	85,0	135,0
Cireşe	4,5	6,6	12,0	24,5	36,7
Coacăze negre	16,0	27,0	39,0	90,0	130,0

Tabelul 7.1. (continuare)

Grepfruturi	3,0	5,0	7,0	12,0	16,0
Lămâi	3,0	6,2	11,4	15,3	21,0
Mere	4,1	7,6	14,5	24,2	42,3
Mure	22,0	27,0	39,0	90,0	130,0
Pere	2,8	6,1	15,2	28,6	46,9
Prune	3,6	6,2	17,0	26,8	40,2
Piersici	2,9	7,4	13,0	25,4	38,4
Struguri	3,0	5,2	10,1	14,2	25,0
Zmeură	24,0	55,1	92,4	135,7	200,5

mai mici valori ale acestui proces să fie determinate în faza de senescenţă. Speciile care prezintă o dinamică similară a intensităţii procesului de respiraţie au fost denumite *neclimacterice*.

În cazul unor fructe, cum sunt: merele, perele, caisele, pepenii galbeni, prunele, piersicile, tomatele etc., precum şi a unor flori cum sunt garoafele, s-a constatat o particularitate. Intensitatea maximă a procesului de respiraţie se constată tot în perioada de diviziune a celulelor, după care urmează o diminuare până în faza ce precede maturarea. Pe parcursul perioadei de maturare se constată o intensificare a respiraţiei şi realizarea unui maximum climacteric, care corespunde cu maturitatea de consum. În continuare intensitatea procesului de respiraţie scade pe tot parcursul perioadei de senescenţă.

Plantele sau organele plantelor care prezintă un maximum respirator în timpul perioadei de maturare au fost denumite *climacterice*.

După Monselise (1986), climactericul respirator se produce în perioada în care producerea autocatalitică a etilenei iniţiază modificări biochimice care marchează trecerea de la faza de maturitate la cea de senescenţă.

După Rhodes (1980), climactericul reprezintă o fază critică din viaţa acestor organe ale plantelor.

În funcţie de prezenţa sau absenţa climactericului respirator, fructele au fost grupate astfel:

fructe climacterice: mere, caise, banane, smochine, pepeni galbeni, piersici, pere, prune, pepeni verzi, tomate;

fructe neclimacterice: cireşe, vişine, castraveţi, struguri, grepfruturi, lămâi, măsline, portocale, ananaşi, căpşune.

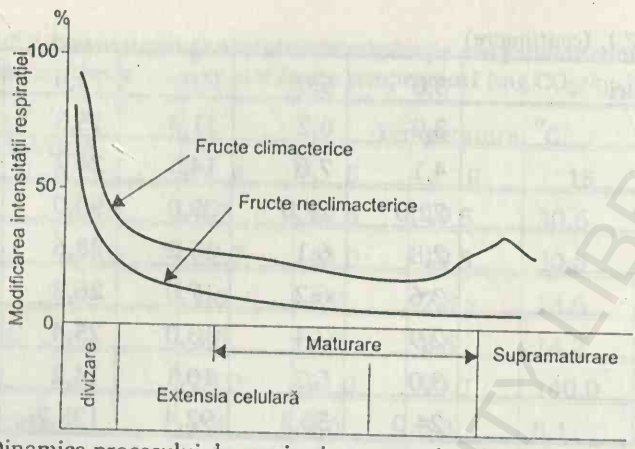


Fig. 7.11. Dinamica procesului de respiraţie a organelor climacterice şi neclimacterice

Diferenţa dintre cantitatea de dioxid de carbon degajată de fructe în faza de preclimacteric şi în cea de climacteric variază cu specia astfel:

banane	73,6 mg CO_2/kg/h
pere	38,7 – " –
smochine	33,1 – " –
tomate	22,1 – " –
piersici	18,4 – " –
mere	11,0 – " –

Florile pot avea un maximum climacteric (*Hosta*), două maximumuri climacterice (*Gladiolus*) sau climactericul poate lipsi (*Hibiscus*).

Frunzele sunt organe neclimacterice, dar pot prezenta o intensificare a procesului de respiraţie, în faza în care se face tranziţia de culoare de la verde la culoarea verde-gălbui.

Cauzele climactericului respirator nu sunt bine precizate. Thimann (1989) consideră că factorul principal îl constituie etilena. Acest hormon de maturare determină creşterea permeabilităţii membranelor plasmatice, favorizând astfel contactul dintre enzimele oxidative şi substratul respirator. Creşterea permeabilităţii membranelor plasmatice a fost constatată la mere, tomate, precum şi la flori.

Pe de altă parte, etilena determină trecerea de la ciclul respirator cianidin sensibil, la cel intensiv, în care metabolizarea substratului

are loc în ritm rapid, ceea ce determină creşterea cantităţii de dioxid de carbon eliminat (Salmos şi Laties,1976).

Lieberman (1983) a constatat că în faza de climacteric are loc creşterea activităţii enzimelor ciclului glicolitic şi în special a hexokinazei şi piruvatkinazei , considerate ca enzime-cheie, precum şi a enzimelor ciclului Krebs: piruvat dehidrogenază, cetoglutarat dehidrogenază, succinic dehidrogenază şi malic dehidrogenază.

În ceea ce priveşte ciclul pentozofosfat nu există date care să precizeze existenţa unor corelaţii cu maximumul respirator.

Referitor la corelaţia existentă între etilenă şi maximumul climacteric, datele existente nu pot să explice toate aspectele. Astfel, nu se cunoaşte cauza pentru care maximumul de biosinteză a etilenei precede maximumul respirator în cazul bananelor, al pepenilor (soiul Honey Day) şi avocado, coincide cu acesta la mere, caise, pere şi urmează după acesta la prune, tomate şi mango.

În lucrările de specialitate mai vechi (Ulrich, 1952) se precizează că rolul climactericului ar consta în furnizarea energiei biochimice şi a compuşilor intermediari, pentru procesele de biosinteză implicate în realizarea maturităţii.

Brady şi O'Counell (1976) au dovedit însă că pentru biosinteza protein-enzimelor implicate în procesul de maturare a bananelor şi reînnoirea a 50 % din cantitatea de proteine sunt necesari 12 350 nmol ATP/g/h. Intensitatea procesului de respiraţie a bananelor în perioada de preclimacteric de 70 μmol CO_2/g/h asigură biosinteza a 18 750 nmol ATP/g/h, ceea ce acoperă necesarul de energie biochimică pentru biosinteza proteinelor, iar intensificarea procesului de respiraţie în perioada de maximum climacteric nu este necesară.

S-a constatat, de asemenea, că fructele neclimacterice se maturează în mod normal fără a necesita un aport sporit de energie. Din aceste considerente Lieberman (1983) apreciază că maximumul climacteric nu reflectă necesitatea sporită de energie pentru desfăşurarea procesului de maturare, ci poate fi considerat ca o formă de acţiune a etilenei.

Din cauza variaţiei intensităţii procesului de respiraţie în funcţie de faza de creştere şi dezvoltare este dificil să se compare intensitatea acestui proces la diferite specii, organe sau ţesuturi.

7.2.6. Căldura rezultată din procesul de respiraţie

Din cantitatea totală de energie rezultată din biodegradarea unui mol de glucoză (2870 kJ), se apreciază că aproximativ 60 % se degajă în mediul înconjurător, sub formă de căldură.

Cunoaşterea cantităţii de căldură degajată de produsele agricole care se depozitează este utilă pentru calculul capacităţii instalaţiilor frigorifice necesare pentru răcirea acestora.

Căldura produsă de legume şi fructe este dependentă de intensitatea procesului de respiraţie şi de temperatura de păstrare. Astfel, la temperatura de 20°C nucile produc 1 302 kJ/t/24 ore, în timp ce spanacul produce până la 77 414 kJ/t/24 ore *(Tabelul 7.2.)*.

Dependenţa căldurii de respiraţie de temperatura mediului înconjurător reiese foarte clar din următorul exemplu: căldura degajată de *Allium porum* variază între 3,1 şi 4,6 mJ/t/24 ore la temperatura de 0 °C şi creşte la 46,9–51,5 mJ/t/24 h, la temperatura de 20 °C.

Acumularea căldurii în produsele agricole cu intensitate respiratorie mare determină încingerea acestora. Astfel, bamele expuse la temperatura de 20°C au intensitatea procesului de respiraţie de 233,4 mgCO_2/kg/h, corespunzător cu degajarea unei energii calorice de 25 653 kJ/t/24 ore, care poate determina creşterea temperaturii bamelor cu 7°C în 24 ore. În continuare se desfăşoară un proces autocatalitic, acumularea căldurii determină creşterea temperaturii bamelor, aceasta intensifică procesul de respiraţie, realizându-se o creştere a energiei care se degajă sub formă de căldură.

Autoîncingerea este caracteristică pentru mazărea boabe (verde), bame, spanac, seminţe încolţite etc. şi determină creşterea temperaturii acestor produse la 40–60 °C, fapt ce conduce la deprecierea lor rapidă, în timp foarte scurt.

Pentru evitarea fenomenului de autoîncingere este necesar să se pună cantităţi mici de produse în ambalaje, iar depozitarea lor să se facă în spaţii bine ventilate şi cu temperaturi coborâte.

7.2.7. Factorii care influenţează procesul de respiraţie

Intensitatea procesului de respiraţie este determinată atât de factorii interni, cât şi de cei externi.

Principalii *factori interni* care influenţează intensitatea procesului de respiraţie sunt: specia, vârsta plantei, organul plantei, cantitatea de substanţe organice de rezervă, conţinutul în apă al celulelor,

Tabelul 7.2. **Căldura degajată de legume şi fructe (mJ/t/24 ore)** (după Inst. Int. du Froid, 1967)

Produsul	Temperatura, °C				
	0	5	10	15	20
Ceapă	1,0–1,7	1,3–2,2	2,0–2,9	2,7–4,0	4,0–5,0
Cartofi	0,8–2,5	1,0–1,7	1,5–1,9	1,7–3,1	2,1–3,8
Fasole verde	4,9–6,1	9,0–10,5	14,0–17,8	22,8–35,6	34,1–49,8
Mazăre	7,5–9,0	13,4–16,3	17,2–23,0	27,2–39,6	49,4–55,7
Morcovi	0,8–2,4	2,4–3,3	2,7–3,8	6,3–8,4	7,7–11,7
Pepeni galbeni	1,2–1,7	1,9–2,3	3,6–4,0	4,6–6,1	8,2–8,8
Praz	3,1–4,6	11,1–13,2	23,7–24,7	36,2–41,7	46,9–51,1
Ridichi de lună	1,6–2,3	1,7–3,3	4,8–6,0	8,6–10,0	14,6–15,5
Salată	2,7–3,3	3,6–4,4	6,1–8,8	9,4–16,0	21,8–29,3
Sparanghel	5,0–5,7	6,7–7,3	12,5–13,8	17,8–24,1	54,4–77,4
Sfeclă roşie	1,0–1,7	2,7–2,9	4,4–5,2	5,1–10,0	12,8–18,4
Ţelină	1,3–2,1	2,7–3,0	4,6–7,1	8,4–9,6	10,7–12,6
Tomate	1,2–1,5	1,7–2,3	2,7–3,6	4,6–7,5	6,9–8,8
Usturoi	1,9	4,0	6,1	11,1	13,2
Varză albă	1,3–2,1	1,9–3,6	3,1–4,6	5,0–6,9	9,2–10,5
Varză roşie	1,3–1,6	1,9–2,1	2,5–3,3	4,4–5,0	8,8–10,0
Agrişe	1,2–1,7	2,0–4,0	3,0–8,2	6,9–17,6	10,5–26,8
Banane nematurate	–	1,9–4,4	3,4–8,5	5,1–11,3	7,5–13,4
Caise	1,3–1,5	2,8–4,8	4,7–8,8	7,5–13,4	11,7–17,2
Cireşe	1,3–1,8	2,4–4,0	1,6–8,4	7,3–14,2	13,4–18,8
Căpşune	2,9–4,0	3,8–7,9	7,5–14,1	11,3–20,9	15,1–25,9
Mure	4,0–5,9	7,3–11,7	13,4–24,3	18,0–37,3	33,5–50,2

Tabelul 7.2. (continuare)

Mere	0,5–0,9	1,2–1,8	1,8–2,7	2,3–5,0	3,8–6,3
Nuci	0,2	0,4	0,8	0,8	1,3
Portocale	0,4–0,9	0,9–1,5	1,8–3,0	3,1–4,8	5,8–5,9
Piersici	1,1–1,6	2,2–3,5	5,4–8,0	7,5–11,3	12,1–15,7
Pere	0,7–0,9	1,5–3,6	2,0–4,8	7,1–10,9	8,4–18,8
Prune	1,2–1,8	2,5–5,6	5,0–10,9	6,3–15,9	10,5–20,1
Struguri	0,4–0,8	1,4–2,3	2,1–3,1	3,1–4,2	4,2–6,7

starea de sănătate a plantei, prezenţa ţesuturilor protectoare şi a etilenei.

Specia. În general, plantele inferioare, cu un ciclu scurt ontogenetic, la care diviziunea celulelor şi creşterea necesită un consum ridicat de energie, au intensitatea procesului de respiraţie mai mare. Astfel, ciupercile din genul *Agaricus* au intensitatea procesului de respiraţie de 224 mg CO_2/kg/h, depăşind valoarea medie a intensităţii procesului de respiraţie a tuturor organelor unei plante superioare.

În cazul plantelor superioare, valoarea medie a intensităţii procesului de respiraţie a tuturor organelor variază între 127,4 mg CO_2/kg/h la *Solanum melongena* şi 492,2 mg CO_2/kg/h la *Sorghum vulgare*.

Intensitatea procesului de respiraţie reprezintă unul din factorii principali care determină menţinerea calităţii produselor agricole, în perioada de după recoltare. Produsele agricole cu intensitate respiratorie mare (legume frunzoase, ciuperci, mazăre etc.) îşi menţin calitatea o perioadă scurtă de timp (2–7 zile), în timp ce produsele cu intensitate respiratorie mică (seminţe uscate) îşi menţin calitatea pe parcursul mai multor ani.

Vârsta plantei. Plantele tinere au activitatea metabolică mai intensă şi, respectiv, o intensitate respiratorie mare. Astfel, după 95 de zile de la semănat intensitatea procesului de respiraţie a verzei este de 74,6 mg CO_2 /kg/h, iar după 125 zile de la semănat scade la 46,2 mg CO_2 /kg/h. De asemenea, frunzele din mijlocul căpăţânii mai tinere au intensitatea respiraţiei mare: 90,3 mg CO_2 /kg/h, în timp ce frunzele exterioare, mai bătrâne, au intensitatea respiraţiei de 60,4 mg CO_2 /kg/h.

Intensitatea procesului de respiraţie a frunzelor de *Helianthus annuus* variază între 172,8 mg CO_2/kg/h în cazul celor situate la baza

plantei şi 298,9 mg CO_2/kg/h, la cele tinere, situate în vârful plantei. Rezultate similare s-au constatat şi la *Sorghum*, intensitatea procesului de respiraţie a frunzelor de diferite vârste variind între 380,8 mg CO_2/kg/h şi 700,3 mg CO_2/kg/h.

Excepţie fac fructele climacterice care în perioada de maturare realizează o creştere a intensităţii procesului de respiraţie la maximum climacteric.

Organul plantei. Intensitatea procesului de respiraţie are valori minime în cazul rădăcinilor şi valori maxime în flori. Determinările efectuate la plantele de *Zea mays* au precizat următoarele valori ale acestui proces:

17,02 mg CO_2 /kg/h	la rădăcini
27,62 —"—	baza tulpinii
59,33 —"—	frunzele senescente
154,97 —"—	vârful tulpinii
403,96 —"—	frunzele tinere
517,19 —"—	panicul

În general, ţesuturile fiziologic active, ca de exemplu ţesuturile meristematice, au o intensitate respiratorie mai mare comparativ cu celelalte ţesuturi.

Seminţele, bulbii, tuberculii şi legumele din grupa verzei, care se caracterizează prin prezenţa unei perioade de repaus vegetativ, au intensitatea procesului de respiraţie redusă pe parcursul acestei perioade, urmată de creşterea intensităţii acestui proces, în timpul intrării în vegetaţie.

Seminţele aflate în perioada de repaus vegetativ au intensitatea procesului de respiraţie foarte mică (0,007–0,009 mg CO_2/kg/h). În timpul germinării, intensitatea acestui proces ajunge la 600 mg CO_2/kg/h, ceea ce reprezintă o creştere de aproximativ 75 000 ori.

Cantitatea de substanţe organice de rezervă. Plantele cu nutriţia deficitară, în care s-au acumulat cantităţi reduse de substanţe de rezervă, au o intensitate respiratorie mai mică.

În general, ţesuturile au suficiente rezerve de substanţe energetice, astfel încât acestea nu constituie un factor limitativ pentru intensitatea respiraţiei.

Conţinutul în apă al celulelor. Acţiunea acestui factor se manifestă în mod pregnant asupra seminţelor. Când conţinutul în apă este mai mic decât umiditatea critică de păstrare (7–8% pentru seminţele oleaginoase şi 12–14% pentru cele amidonoase), respiraţia are o intensitate foarte redusă. Când conţinutul în apă al seminţelor

depăşeşte cu 4–6% umiditatea critică de păstrare, seminţele germinează, iar intensitatea respiraţiei creşte brusc.

Variaţiile mici ale conţinutului în apă al rădăcinilor, tulpinilor şi frunzelor nu influenţează evident intensitatea procesului de respiraţie.

Starea de sănătate a plantei. Lezarea ţesuturilor prin lovire, strivire sau presare determină intensificarea procesului de respiraţie. Aceasta se datoreşte reacţiilor de apărare, care constau în intensificarea proceselor de biosinteză în vederea cicatrizării leziunilor, procese ce necesită energia biochimică provenită din respiraţie.

În cazul secţionării tuberculilor de cartof, intensitatea procesului de respiraţie creşte de 7–10 ori.

Atacul produs de microorganismele parazite mai puţin virulente au un efect similar de intensificare a procesului de respiraţie. Aceasta se datoreşte acţiunii mecanice de perforare a pereţilor celulari şi a membranelor plasmatice, acţiunii stimulatoare pe care o au toxinele şi etilena asupra acestui proces, precum şi intensităţii respiratorii mai mari a parazitului.

În cazul acţiunii microorganismelor parazite foarte virulente, care distrug rapid ultrastructura celulelor, se determină scăderea intensităţii procesului de respiraţie.

Prezenţa ţesuturilor protectoare. Prezenţa unui strat mai gros de suber la tuberculii de cartof sau a catafilelor (frunzelor protectoare) în cazul bulbilor de ceapă, favorizează acumularea dioxidului de carbon la interiorul bulbului, ceea ce conduce la inhibarea procesului de respiraţie. Determinările efectuate de Burzo (1986) au stabilit că bulbii complet înveliţi cu catafile au o intensitate a procesului de respiraţie de 9,3 mg CO_2 /kg/h, în timp ce bulbii neacoperiţi au avut intensitatea acestui proces de 1,9 ori mai mare (17,8 mg CO_2 /kg/h).

Etilena. Acţiunea acestui hormon de maturare al plantelor se manifestă în mod diferit în funcţie de specie (*Fig. 7.12.*). În cazul speciilor climacterice etilena determină devansarea apariţiei climactericului respirator şi cu cât concentraţia de etilenă este mai mare, cu atât climactericul respirator se produce mai repede (Thimann, 1980).

În cazul speciilor neclimacterice, tratamentele cu etilenă determină apariţia unui maximum climacteric. Amplitudinea acestui maximum este cu atât mai mare, cu cât concentraţia de etilenă sporeşte mai mult.

Răspunsul diferitelor specii horticole la tratamentele cu etilenă variază, după Rhodes (1980):

- merele, bananele şi tomatele reacţionează caracteristic la tratamentele cu etilenă, devansând climactericul respirator;
- pepenii recoltaţi într-o fază mai timpurie reacţionează la tratamentele cu etilenă ca şi fructele neclimacterice, prin producerea unui maximum respirator. Fructele cu un grad mai avansat de maturitate îşi scurtează perioada de apariţie a climactericului;
- strugurii, cireşele şi ardeii reacţionează la tratamentele cu etilenă prin formarea unui climacteric respirator;
- căpşunele produc puţină etilenă şi tratamentele cu acest hormon nu determină apariţia unui maximum climacteric.

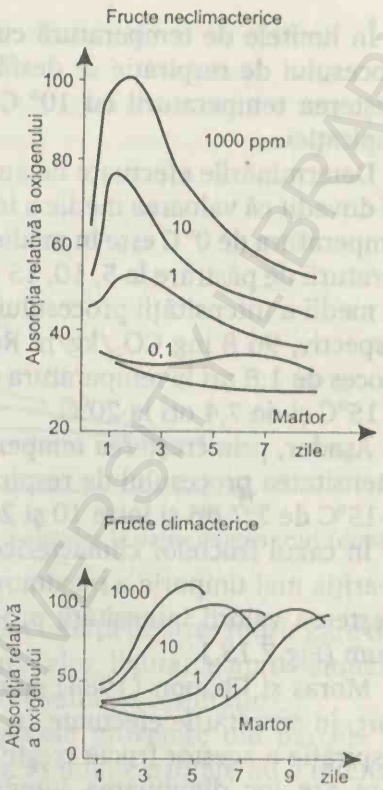


Fig. 7.12. Efectul tratamentului cu etilenă asupra climactericului respirator al fructelor (după Biale, 1964)

Factorii externi care influenţează procesul de respiraţie sunt: temperatura, lumina, umiditatea solului, nutriţia minerală, concentraţia dioxidului de carbon şi a oxigenului, acţiunea unor substanţe chimice etc.

Temperatura. Reprezintă cel mai important factor ce determină intensitatea procesului de respiraţie şi în acelaşi timp constituie un factor limitativ. Procesul de respiraţie se desfăşoară şi la temperaturi negative (–7,0–0°C la grâu şi –30–40°C la conifere), dar cu intensităţi reduse.

Gislain (1963) a constatat că scăderea temperaturii cu 10°C determină reducerea intensităţii procesului de respiraţie a unor specii de fructe de 2,5 ori.

În limitele de temperatură cuprinse între 0 şi 40°C, intensitatea procesului de respiraţie se desfăşoară conform legii lui Van't Hoff, creşterea temperaturii cu 10° C determinând dublarea intensităţii respiraţiei.

Determinările efectuate de autori la 30 specii de legume şi fructe au dovedit că valoarea medie a intensităţii procesului de respiraţie la temperatura de 0° C este în medie 13,1 mg CO_2/kg/h. Ridicarea temperaturii de păstrare la 5, 10, 15 şi 20° C a determinat creşterea valorii medii a intensităţii procesului de respiraţie la 23,2, 37,9, 62,5 şi, respectiv, 96 8 mg CO_2/kg/h. Rezultă deci o intensificare a acestui proces de 1,8 ori la temperatura de 5°C, de 2,9 ori la 10°C, de 4,8 ori la 15°C şi de 7,4 ori la 20°C.

Aşadar, prin creşterea temperaturii cu 10°C în domeniul 0–10°C, intensitatea procesului de respiraţie creşte de 2,9 ori, în limitele de 5–15°C de 2,7 ori şi între 10 şi 20°C, creşterea este de 2,5 ori.

În cazul fructelor climacterice, creşterea temperaturii determină apariţia mai timpurie a maximumului climacteric şi, în acelaşi timp, creşterea valorii intensităţii procesului de respiraţie la acest maximum *(Fig.7.13.)*.

Moras şi Chapon (1984) subliniază rezultatele obţinute de Gerhart, în cercetările efectuate cu căpşune. Intensitatea procesului de respiraţie a acestor fructe creşte cu temperatura până la 35°C, după care are loc diminuarea intensităţii procesului respectiv. Burton (1982) menţionează rezultatele efectuate de Fernandes cu seminţele de mazăre. Intensitatea procesului de respiraţie a acestor seminţe creşte până la temperatura de 45°C, după care se constată o diminuare bruscă. Efectele stresului termic au fost resimţite după 5 ore.

Rezultă deci că la temperaturi mai ridicate şi anume la peste 35°C se produce scăderea intensităţii procesului de respiraţie ca urmare a alterării protein-enzimelor. În primele ore de expunere a plantelor sau a organelor acestora la temperaturi ridicate intensitatea procesului de respiraţie creşte, în următoarele ore însă are loc diminuarea intensităţii acestui proces, ca urmare a biodegradării enzimelor ce intervin.

Lumina. Influenţa luminii este indirectă şi se manifestă prin rolul pe care îl are în fotosinteză (biosinteza substratului respirator) în deschiderea stomatelor şi prin efectul caloric.

Umiditatea solului. Excesul de umiditate din sol generează condiţii de anaerobioză, ceea ce conduce la inhibarea procesului de respiraţie a organelor expuse acestui factor.

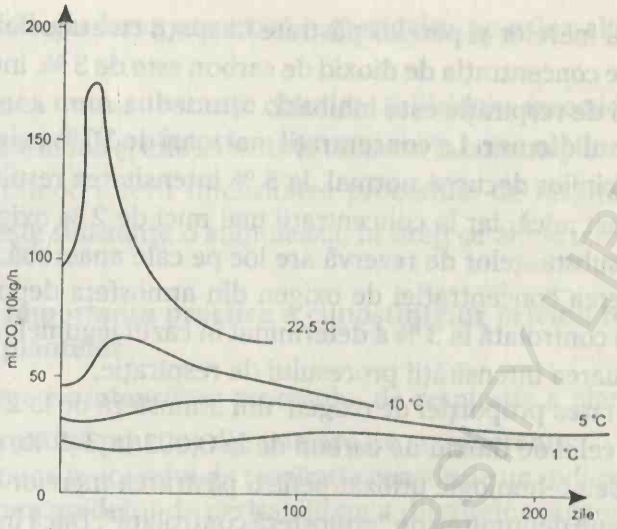


Fig. 7.13. Dinamica procesului de respiraţie a merelor la patru temperaturi (după Kidd şi West, 1943)

Insuficienţa apei din sol conduce la condiţii de stres hidric care determină închiderea hidroactivă a stomatelor, limitarea aprovizionării cu oxigen a celulelor şi inhibarea procesului de respiraţie

Nutriţia minerală. Produsele agricole provenite din parcele în care s-au aplicat cantităţi mari de îngrăşăminte azotate au o intensitate respiratorie mai mare comparativ cu cele provenite de pe parcele fertilizate echilibrat. Acest efect al azotului se datoreşte acţiunii de frânare a procesului de maturare, iar plantele sau organele plantelor cu un grad de maturitate mai puţin avansat au o intensitate respiratorie mai mare. După Thomas şi colab. (1978), această intensificare se datoreşte cerinţelor mai mari de energie biochimică pentru procesul de creştere, care se intensifică sub acţiunea azotului.

Carenţele de azot, fosfor, sulf, magneziu, zinc şi molibden determină diminuarea intensităţii procesului de respiraţie a frunzelor (Botrill ş.a., 1970).

Dioxidul de carbon din aer. Proporţia dioxidului de carbon din atmosferă şi din aerul din sol poate să influenţeze intensitatea procesului de respiraţie. Astfel, proporţia de 3–5 % CO_2 din solurile grele nu are efect evident asupra intensităţii respiraţiei rădăcinilor. Creşterea concentraţiei acestui component diminuează intensitatea respiraţiei, iar la concentraţii ce depăşesc 12–15 % respiraţia poate fi complet inhibată.

În cazul merelor şi perelor păstrate în spaţii cu atmosferă controlată în care concentraţia de dioxid de carbon este de 3 %, intensitatea procesului de respiraţie este inhibată.

Oxigenul din aer. La concentraţii mai mari de 10 % oxigen, respiraţia rădăcinilor decurge normal, la 5 % intensitatea respiraţiei este de 2 ori mai mică, iar la concentraţii mai mici de 2 % oxigen biodegradarea substanţelor de rezervă are loc pe cale anaerobă.

Reducerea concentraţiei de oxigen din atmosfera depozitelor cu atmosferă controlată la 3 % a determinat în cazul legumelor şi fructelor diminuarea intensităţii procesului de respiraţie.

Diminuarea proporţiei de oxigen din atmosferă de la 21 la 3 % şi creşterea celei de dioxid de carbon de la 0,003 la 3–5 %, reprezintă un procedeu tehnologic utilizat pentru păstrarea merelor şi perelor, cunoscut sub denumirea de "atmosferă controlată". Dacă intensitatea procesului de respiraţie a merelor în atmosferă cu compoziţia normală este considerată 100 %, intensitatea acestui proces descreşte la 37,5–61,4 %, în condiţii de atmosferă controlată, în funcţie de proporţia dioxidului de carbon şi a oxigenului *(Tabelul 7.3.)*.

La concentraţii scăzute ale oxigenului, activitatea citocromoxidazei este nulă, iar formarea ATP-ului nu mai are loc. În aceste condiţii

Tabelul 7.3. **Modificarea intensităţii procesului de respiraţie a merelor, în funcţie de compoziţia atmosferei.** (după Monzini şi Gorini, 1967)

Compoziţia atmosferei, %		Descreşterea respiraţiei, %	Compoziţia atmosferei, %		Descreşterea respiraţiei, %
O_2	CO_2		O_2	CO_2	
3	0	49,6	7	5	50,2
3	2	46,7	7	10	43,8
3	5	43,0	8	0	60,4
3	10	37,5	8	2	56,8
4	0	51,7	8	5	52,3
4	2	48,6	8	10	45,6
4	5	44,8	10	2	61,4
4	10	39,1	10	5	56,5
7	0	58,0	11	10	51,3
7	2	54,6	21	0	100,0

are loc biodegradarea anaerobă a glucidelor pe calea alcoolică sau lactică.

Acţiunea unor substanţe chimice. Erbicidele, insecticidele, fungicidele, hormonii şi alte substanţe utilizate în cultura plantelor influenţează în mod diferit intensitatea procesului de respiraţie. Unele dintre aceste substanţe o stimulează, în timp ce altele o reduc.

7.2.8. Importanţa practică a cunoştinţelor privind respiraţia plantelor

Cunoaşterea intensităţii procesului de respiraţie a plantelor prezintă importanţă practică din numeroase considerente:

- Intensitatea procesului de respiraţie constituie un indicator pentru aprecierea gradului de perisabilitate a diferitelor organe ale plantelor.
- Cantitatea de dioxid de carbon eliminat în procesul de respiraţie constituie un indicator pentru aprecierea ritmului de biodegradare a substanţelor de rezervă. Astfel, în cazul produselor la care substratul respirator îl constituie glucidele, pentru fiecare miligram de dioxid de carbon produs în respiraţie se consumă 0,684 mg glucoză.
- În cazul organelor climacterice, intensitatea procesului de respiraţie reprezintă un indicator practic pentru aprecierea momentului optim de recoltare. Faza de preclimacteric corespunde cu momentul de recoltare a fructelor destinate pentru păstrarea îndelungată, în timp ce faza de climacteric corespunde cu maturitatea de consum.
- Intensitatea procesului de respiraţie constituie unul dintre indicatorii utilizaţi pentru precizarea momentului de intrare şi de ieşire din repausul vegetativ (dormanţă), a mugurilor de la: morcovi, cartofi, ceapă, pomi fructiferi, material săditor horticol etc. şi a embrionului seminţelor.
- Respiraţia constituie unul dintre indicatorii utilizaţi pentru precizarea condiţiilor optime de păstrare a legumelor, fructelor, seminţelor şi a materialului săditor horticol. Condiţiile de păstrare: temperatura, umiditatea relativă a aerului, compoziţia atmosferei etc. trebuie să asigure desfăşurarea procesului de respiraţie într-un ritm lent, astfel încât consumul de substanţe energetice să fie cât mai mic.

7.3. Biodegradarea anaerobă a glucidelor de rezervă

Plantele superioare, în condiţii nefavorabile de mediu (anoxie), îşi procură energia necesară pentru desfăşurarea proceselor vitale, prin biodegradarea anaerobă a substanţelor de rezervă. Pentru unele bacterii şi ciuperci,aceasta reprezintă principala cale de producere a energiei. Plantele verzi însă utilizează biodegradarea anaerobă în fazele avansate de maturitate, în cazul în care proporţia de oxigen din mediul înconjurător scade la 5–10 % când se poate desfăşura în paralel şi respiraţia aerobă şi biodegradarea anaerobă şi în cazul unor concentraţii ale oxigenului mai mici de 2 %, când se desfăşoară aproape exclusiv biodegradarea anaerobă.

Cercetările efectuate au precizat că la începutul procesului de germinare, seminţele au o etapă în care biodegradarea glucidelor de rezervă decurge pe cale anaerobă.

Respiraţia aerobă şi biodegradarea anaerobă a glucidelor au o primă etapă comună, în care glucidele sunt biodegradate prin ciclul glicolitic. În etapele următoare se găsesc însă numeroase deosebiri care constau în următoarele:

- din respiraţia anaerobă nu rezultă apă endogenă, nu se produce dioxid de carbon sau cantitatea de dioxid de carbon este redusă;
- energia rezultată din procesul de respiraţie anaerobă este de 24–33 de ori mai mică comparativ cu cea produsă în respiraţia aerobă;
- viteza de biodegradare a substratului respirator este mult mai mare, comparativ cu respiraţia aerobă, corespunzător cu o cantitate sporită de substrat metabolizat;
- produşii finali ai respiraţiei anaerobe sunt alcoolul etilic, acidul lactic etc.

Biodegradarea anaerobă a glucidelor din plantele superioare, care are loc în condiţii de hipoxie, este similară cu cea produsă de microorganismele saprofite (fermentaţie). Deosebirile constau în faptul că biodegradarea anaerobă se desfăşoară în ţesuturile vii ale plantelor, iar reacţiile caracteristice sunt catalizate de enzimele sintetizate de către celulele acestora, în momentul în care se manifestă hipoxia. Fermentaţiile se desfăşoară în ţesuturile vegetale moarte şi sunt catalizate de enzimele provenite din microorganisme.

7.3.1. Mecanismul biodegradării anaerobe

Atât pentru respiraţia aerobă, cât şi pentru biodegradarea anaerobă, calea comună de biodegradare a glucidelor o reprezintă ciclul glicolitic, iar acidul piruvic rezultat este metabolizat pe cale alcoolică sau lactică.

Calea alcoolică de biodegradare a glucidelor conduce la formarea a două molecule de alcool etilic, două molecule de dioxid de carbon şi 100,5–138,2 kJ, energie din care circa 60 kJ se conservă sub formă de energie biochimică în două molecule de ATP.

$$C_6H_{12}O_6 \longrightarrow 2CO_2 + 2C_2H_5OH + E$$

Reacţiile caracteristice pentru biodegradarea pe cale alcoolică constau în decarboxilarea acidului piruvic la aldehidă acetică, reacţie catalizată de enzima piruvicdecarboxilază. În continuare aldehida acetică este redusă la alcool etilic, sub acţiunea catalitică a enzimei alcooldehidrogenază. Reacţiile de biodegradare care au loc în acest proces pot fi schematizate astfel:

$$C_6H_{12}O_6 \xrightarrow{\text{Ciclul glicolitic}} 2COOH - CO - CH_3$$

$$\longrightarrow 2CH_3 - CHO \longrightarrow CH_3CH_2OH$$

Rezultă că biodegradarea pe cale alcoolică a hexozelor determină producerea unei energii de 24–32 de ori mai mică comparativ cu cea rezultată din respiraţia aerobă.

Formarea aldehidei acetice şi a alcoolului etilic prin biodegradarea anaerobă are loc în mod natural în ţesuturile cu un grad mai avansat de maturitate. Astfel, în cazul soiului de pere Conferance care au fost păstrate timp de 44 zile la temperatura de 12 °C, atmosfera internă a fructelor conţinea 11,8 % dioxid de carbon şi 4,5 % oxigen. Această compoziţie gazoasă favorizează desfăşurarea unor procese parţial anaerobe din care rezultă aldehidă acetică şi alcool etilic. Acumularea acestor două substanţe până la limita de toxicitate: 0,04 % pentru aldehida acetică şi 0,3 % pentru alcoolul etilic, conduce la moartea celulelor şi la brunificarea ţesuturilor *(Fig.7.14)*. Această depreciere calitativă a merelor şi perelor este cunoscută sub denumirea de "brunificare internă de supramaturare" (*senescence breakdown*).

Biodegradarea anaerobă a substanţelor de rezervă se poate produce şi în cazul unor accidente.

Inundarea îndelungată a solului determină desfăşurarea unor reacţii anaerobe în rădăcini, care conduc la formarea alcoolului etilic.

Fig. 7.14. Brunificarea internă de origine fermentativă a merelor

Cartofii timpurii lăsaţi pe sol sub acţiunea radiaţiilor solare îşi intensifică procesul de respiraţie, în corelaţie cu temperatura. Necesarul de oxigen este însă mai mare comparativ cu cantitatea care poate pătrunde prin epicarp şi, ca urmare, proporţia acestuia din atmosfera internă scade mult. Prin aceasta se creează condiţii de anaerobioză care conduc la brunificarea de origine fermentativă a ţesuturilor şi la formarea de caverne prin autoliza celulelor. În acest caz se consideră că biodegradarea acidului piruvic se poate finaliza şi cu formarea de acid lactic.

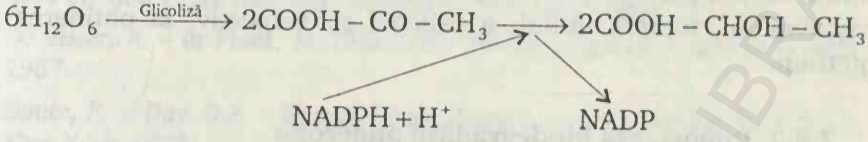
Această dereglare fiziologică este cunoscută sub denumirea de "inima neagră a cartofului" (*black heart*).

Un proces similar se constată şi în cazul cartofilor de toamnă depozitaţi în vrac, la care ventilaţia este necorespunzătoare. Dioxidul de carbon care se acumulează în spaţiile din mijlocul vracului, determină biodegradarea anaerobă a glucidelor şi brunificarea ţesuturilor din mijlocul tuberculilor.

În cazul merelor şi perelor păstrate în atmosferă controlată, cu compoziţia aerului necorespunzătoare, au loc reacţii de anaerobioză parţială sau totală. Acestea favorizează formarea şi acumularea aldehidei acetice şi a alcoolului etilic care determină moartea celulelor, brunificarea acestora şi formarea de caverne rezultate prin autoliza celulelor moarte. Dereglarea fiziologică este cunoscută sub denumirea de "brunificare internă de origine fermentativă".

Biodegradarea anaerobă a glucidelor din ţesuturile vegetale moarte, cu formare de alcool etilic, are loc şi în procesul de fermentaţie alcoolică produsă de microorganismele din genurile: *Saccharomyces, Rhisopus, Penicillium, Aspergillus* etc. Acest proces de biodegradare este utilizat în industria alimentară pentru obţinerea spirtului, berii, vinului, pâinii etc.

Calea lactică de biodegradare a hexozelor conduce la formarea de acid lactic. Schema de desfăşurare a acestui proces este următoarea:



Din această reacţie nu rezultă dioxid de carbon, deoarece acidul piruvic nu este decarboxilat.

Formarea acidului lactic a fost constatată la fructele de tomate, în seminţele care germinează în condiţii cu exces de umiditate, precum şi la tuberculii de cartof expuşi la condiţii de anaerobioză.

Biodegradarea acidului piruvic cu formarea de acid lactic este produsă şi de unele bacterii şi ciuperci. Fermentaţia lactică are o importanţă deosebită în industria alimentară, pentru obţinerea iaurtului , murăturilor şi la însilozarea nutreţurilor.

Tabelul 7.4. **Respiraţia aerobă şi biodegradarea anaerobă**

Specificaţia	Respiraţia aerobă	Biodegradarea anaerobă
Substratul utilizat	Glucide,lipide,protide	Glucide
Etapa de desfăşurare I	Hidroliza amidonului (amiloplast)	Hidroliza amidonului (amiloplast)
II	Ciclul glicolitic (citoplasmă)	Ciclul glicolitic (citoplasmă)
III	Ciclul Krebs (mitocondrii)	Calea alcoolică şi lactică (citoplasmă)
Compuşii rezultaţi din etapa a II-a	Acid piruvic	Acid piruvic
Compuşii rezultaţi din etapa a III-a	6 CO_2 şi 6 H_2O	2 CO_2 + alcool etilic sau acid lactic
Energia rezultată	450 kJ/ mol acid piruvic	30 kJ/ mol acid piruvic
Ritmul de desfăşurare	Lent	Rapid
Condiţiile de desfăşurare	Aerobe	Anaerobe

Microorganismele anaerobe sau parţial anaerobe pot biodegrada glucidele formând acid propionic (fermentaţie propionică), acid butiric (fermentaţie butirică) sau acid acetic (fermentaţie acetică). Aceste tipuri de fermentaţii sunt utilizate în industrie pentru prepararea caşcavalului, topirea inului, a cânepei şi, respectiv, la obţinerea oţetului.

7.3.2. Importanţa biodegradării anaerobe

Desfăşurarea procesului de biodegradare anaerobă a substanţelor de rezervă din organele plantelor menţinute în atmosferă cu conţinut scăzut de oxigen şi ridicat de dioxid de carbon, care generează condiţii de anaerobioză parţială sau totală, asigură supravieţuirea acestora o perioadă scurtă de timp, prin utilizarea cantităţilor reduse de energie biochimică, rezultată din procesul respectiv.

Prelungirea duratei de anaerobioză conduce la acumularea aldehidei acetice şi a alcoolului etilic, care sunt toxice pentru celule. Depăşirea limitelor de toxicitate produce moartea ţesuturilor, evidenţiată prin brunificarea acestora. De aceea este necesar să se ia măsuri pentru evitarea apariţiei condiţiilor de anaerobioză prin scurgerea excesului de apă din sol, evitarea expunerii îndelungate la soare a produselor recoltate, ventilarea corespunzătoare a spaţiilor de depozitare şi menţinerea compoziţiei gazoase din depozitele cu atmosferă controlată, în limitele optime.

BIBLIOGRAFIE

Atkinson, D.E. – Biochemistry. 1968, 7, 4030–4034.

Bahr, J.T. şi *Bonner, W.D.* – J. Biol. Chem. 1973, 248, 3441–3445.

Ben Arie, R. ş.a. – Plant. Physiol. 1979,64,197–202.

Bettrill, D.E. ş.a. – Plant. Soil, 1970, 32, 424–438.

Bewley,J.D. şi *Halmes, P.* – J. Bot. (Israel), 1980, 29, 118–132.

Biale, J.B. – Ann. Rev. Plant. Physiol, 1964, 1, 183–206.

Biscoe, P.V. ş.a. – J. Appl. Ecol. 1975, 12, 269–291.

Bohling, H. şi *Hansen, R.* – Acta Horticulturae, 1983, 138, 93–105.

Boulter, D. şi *Parthier, B.* – Encycl. Plant. Physiol, vol.14 A, Berlin, Heidelberg, New York, 1982.

Brady, C.J. şi *O'Conell, P.B.* – Aust. J. Plant. Physiol. 1976, 3, 301–312.

Burton, W.G. – Post Harvest Physiology of Food Crop. Londra, New York, 1982 .

Burzo, I. – Fiziologia şi tehnologia păstrării produselor horticole, Bucureşti, 1985.

Dadswell, H.E. şi *Hillis, W.E.* – în Wood Extractives and their Significance to the Pulp and Paper Industry. Hillis edit. New York, 1962.

De Visser, R. – în Plant. Mitochondria. Moore şi Beechey edit. New York, 1987.

Douce, R. şi *Day, D.A.* – Encycl. Plant. Physiol., vol. 18, Berlin, Heidelberg, New York, 1985.

Douce, R. şi *Neuburger, M.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1989, 40, 371–439.

Dry, B. ş.a. – în The Biochemistry of Plants, vol. 11, Davies edit. New York, 1987.

Durand, R. – La Recherche. 1986, 174, 163–172.

Evans, L.T. – Crop Evolution Adaptation and Yield. Cambridge, 1992.

Gherghi, A. ş.a. – Biochimia şi fiziologia legumelor şi fructelor, Bucureşti, 1983.

Gislain, M. – Seminaires d'horticulture scientifique. Gembloux, 1963.

Goodwin, T.W. şi *Mercier, E.I.* – Introduction in Plant. Biochemistry. New York, 1986.

Gross, K.C. şi *Walaer, S.J.* – Plant. Physiol. 1979, 63, 117–120.

Harwood, J. – Plant. Science. 1989, 8, 1–43.

Heller, R., *Esnault, R.* şi *Lance, C.* – Physiologie vegetale, vol. 1, Paris, Milano, Barcelona, Mexico, 1989.

Huang, A.H. – în The Biochemistry of Plants., vol. 9, New York, 1987.

Hulme, A.C. – The Biochemistry of the Fruits and their Products. Londra, New York, 1970.

Jones, R.R., *Armstrong, J.E.* – Plant. Physiol. 1971, 48, 137–142.

Juliano, B.O. şi *Varner, J.E.* – Plant. Physiol. 1969, 44, 886–892.

Karlson, P. – Fundations in Biochemistry. Praga, 1981.

Kecing, H. şi *Strif, P.* – Zellbiologie. Stuttgart, New York, 1984.

Lance, C.M. ş.a. – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 18. Douce şi Day edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1985.

Lieberman, M. – Postharvest Physiology and Crop Preservation. New York, Londra, 1983.

Loesecke, H. – Bananas. New York, Londra, 1949.

Loomis, R.S. şi *Lafite, H.R.* – Field Crops Res. 1987, 17, 63–74.

Manners, D.J. – în Biochemistry of Storage Carbohydrates in Green Plants. Day şi Dixon edit. Londra, 1985.

Monselise, S.P. – C.R.C. Handbook of Fruit Set and Development. Boca Raton, Florida, 1986.

Moore, A.I. şi *Siedow, J.N.* – Biochim. Biophys. Acta. 1991, 1059, 121–140.

Moras, P. şi *Chapon, J.F.* – Entreposage et conservation des fruits et legumes frais. Paris, 1983.

Nishimura, M. şi *Beevers, H.* – Plant. Physiol. 1987, 62, 44–48.

Pradet, A. şi *Raymond, P.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1983,34, 199, 244.

Robinson, M.J. – Ann. Bot. 1973, 37, 501–518.

Rhodes, M.S.C. – în Senescence in Plants. Thimann edit. Boca Raton, Florida, 1980.

Salisbury, F.F. şi *Ross, C.W.* – Plant. Physiol. Belmont, California, 1992.

Salmos, T şi *Lalies, G.* – Biochem. Biophys. Res. Commun. 1976, 2, 663–671.

Siedow, J.N. şi *Musgrave, M.E.* – în Plant. Mithocondria. Moore şi Beechey edit. New York, 1987.

Siedow, J.N. şi *Umbach, A.L.* – The Plant. Cell. 1995, 7, 821–831.

Steup, M. – în The Biochemistry of Plants, vol. 14, New York, 1988.

Stommel, J.R. şi *Simon, P.W.* – Phytochemistry. 1990, 29, 2087–2089.

Thimann, K.V. – Senescence in plants. Boca Raton, Florida, 1980.

Thomas, S.M. ş.a. – J. Exp. Bot. 1978, 29, 1161–1168.

Ulrich, R. – La vie des fruits. Paris, 1952.

Veen, H. şi *Kwakkenbos, A.M.* – J. Plant. Physiol. 1984, 115, 389–396.

Yemm, E.W. – Proc. R. Soc. Londra. Ser. B. 1950, 136, 632–647.

Vissenschaftliche Tabellen Geigy. Basel, 1977.

BCU IAŞI CENTRU VECHI LIBRARY

Capitolul 8
Transformarea şi depozitarea substanţelor organice în plante

Ca urmare a desfăşurării procesului de fotosinteză, la plantele verzi se biosintetizează glucide: trioze şi hexoze. Din aceste substanţe, la nivelul frunzelor se biosintetizează aminoacizi, hormoni, vitamine etc. care sunt transportate prin floem la toate celulele plantelor. Concomitent se sintetizează şi zaharoza care este transportată la toate organele şi celulele plantei unde este utilizată ca substrat energetic sau ca produs primar pentru biosinteza celorlalte substanţe organice caracteristice pentru plantele autotrof-fotosintetizante *(Fig. 8.1.)*.

Substanţele rezultate din aceste biosinteze au diferite roluri în viaţa plantelor, ca, de exemplu, substanţe plastice, de rezervă, fiziologic active sau substanţe secundare.

8.1. Formarea şi transformarea substanţelor organice

Biosinteza glucidelor se realizează la diferite niveluri ale structurii celulare.

Din triozele rezultate în urma procesului de fotosinteză şi transportate din cloroplaste în citoplasmă se biosintetizează hexozele şi celelalte monoglucide, inclusiv derivaţii lor *(Fig. 8.2.)*. Reacţiile de biosinteză a pentozelor, hexozelor, zaharozei etc. au loc în citoplasmă şi sunt catalizate de enzime specifice. Acizii poligalacturonici se biosintetizează în complexul Golgi, amidonul în amiloplaste, celuloza în complexele sub formă de rozetă din plasmalemă, iar hemiceluloza şi substanţele pectice la nivelul peretelui celular.

BCU IAȘI CENTRUL UNIVERSITAR LIBRARY

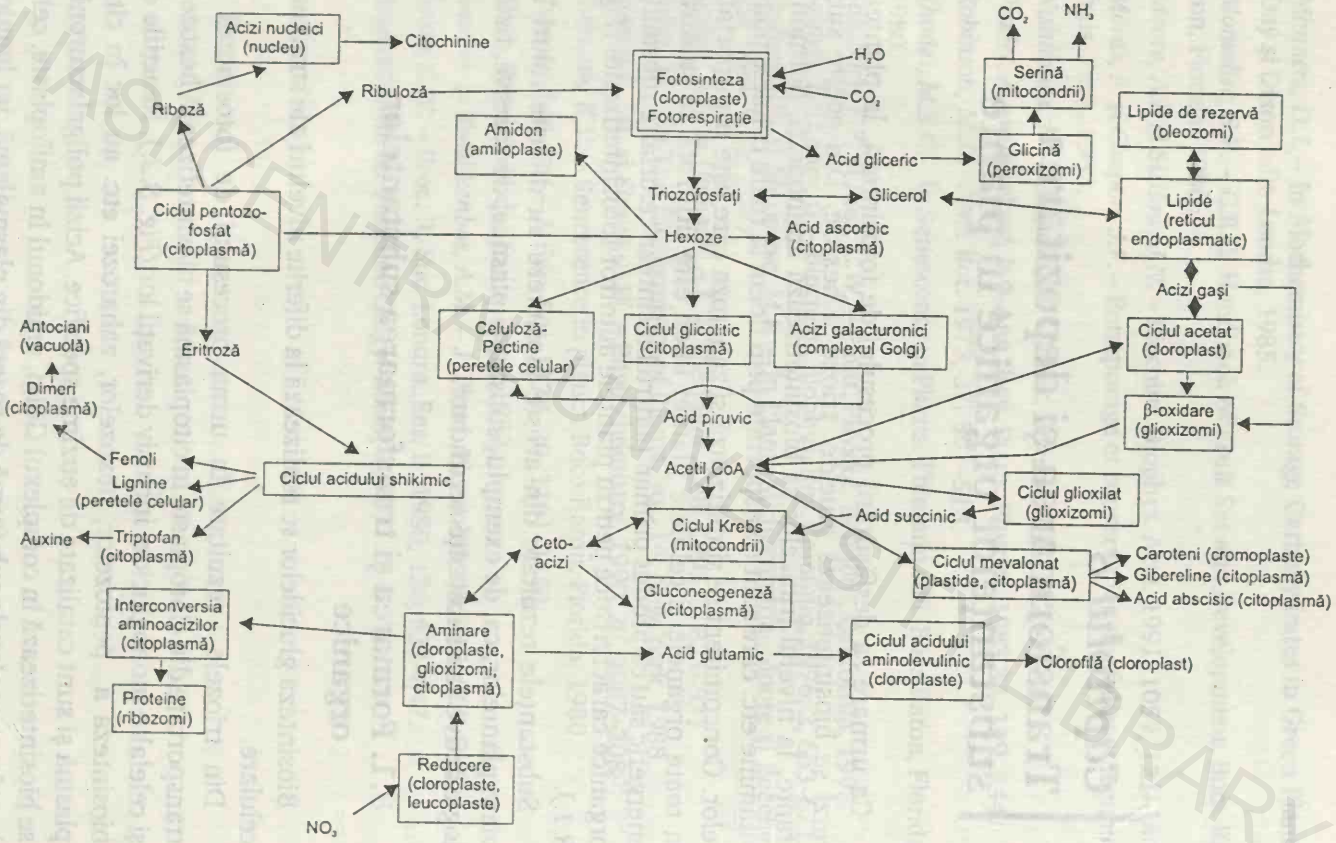


Fig. 8.1. Principalele cicluri biochimice din plante

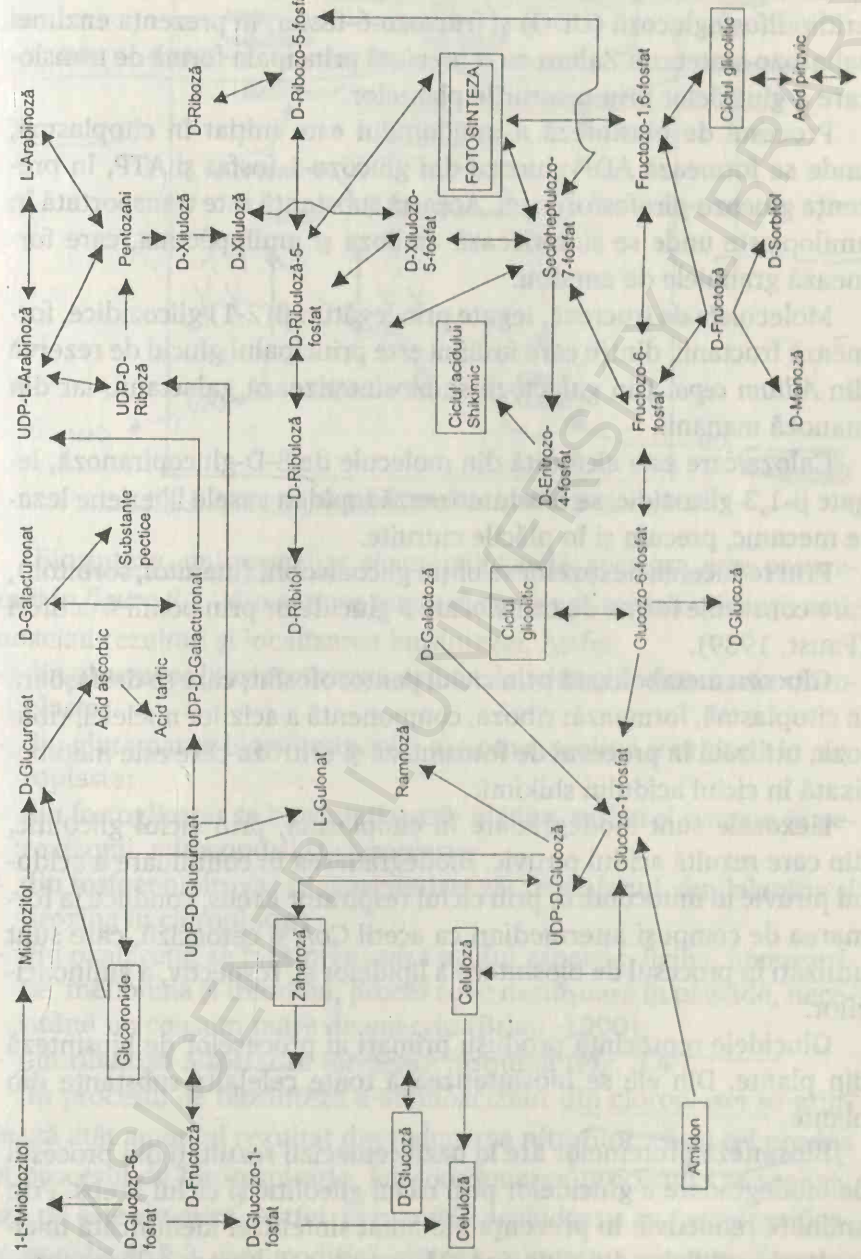


Fig. 8.2. Interconversia glucidelor din plante

BCU IAȘI CENTRALA UNIVERSITARĂ LIBRARY

Zaharoza se biosintetizează în citoplasmă (Meldt ş.a.,1980) din uridindifosfoglucoză (UDG) şi fructozo-6-fosfat, în prezenţa enzimei zaharozo-sintetază. Zaharoza reprezintă principala formă de translocare a glucidelor prin ţesuturile plantelor.

Procesul de biosinteză a amidonului este iniţiat în citoplasmă, unde se formează ADP-glucoza din glucozo-1-fosfat şi ATP, în prezenţa glucozo-pirofosforilazei. Această substanţă este transportată în amiloplaste unde se sintetizează amiloza şi amilopectina, care formează granulele de amidon.

Moleculele de fructoză, legate prin legături β(2-1) glicozidice, formează fructanii, dintre care inulina este principalul glucid de rezervă din *Allium cepa*. Din galactoză se biosintetizează galactanii, iar din manoză mananii.

Caloza care este alcătuită din molecule de β-D-glucopiranoză, legate β-1,3-glicozidic, se biosintetizează rapid în vasele liberiene lezate mecanic, precum şi în plăcile ciuruite.

Prin reducerea hexozelor se obţin glicoalcoolii (manitol, sorbitol), care constituie forma de translocare a glucidelor prin pomii fructiferi (Faust, 1989).

Glucoza metabolizată prin ciclul pentozofosfat, care se desfăşoară în citoplasmă, formează: riboza, componentă a acizilor nucleici, ribuloza, utilizată în procesul de fotosinteză şi eritroza care este metabolizată în ciclul acidului shikimic.

Hexozele sunt biodegradate în citoplasmă, prin ciclul glicolitic, din care rezultă acidul piruvic. Biodegradarea în continuare a acidului piruvic în mitocondrii, prin ciclul respirator Krebs, conduce la formarea de compuşi intermediari ca acetil CoA şi cetoacizii, care sunt utilizaţi în procesul de biosinteză a lipidelor şi, respectiv, a aminoacizilor.

Glucidele reprezintă produşii primari ai proceselor de biosinteză din plante. Din ele se biosintetizează toate celelalte substanţe din plante.

Biosinteza proteinelor are la bază cetoacizii rezultaţi din procesul de biodegradare a glucidelor prin ciclul glicolitic şi ciclul Krebs. Prin aminare reductivă, în prezenţa glutamat sintetazei identificată în citoplasma celulelor din rădăcină şi frunze şi a glutamat dehidrogenazei localizată în cloroplastele frunzelor şi mitocondriile celulelor rădăcinii, se formează aminoacizi.

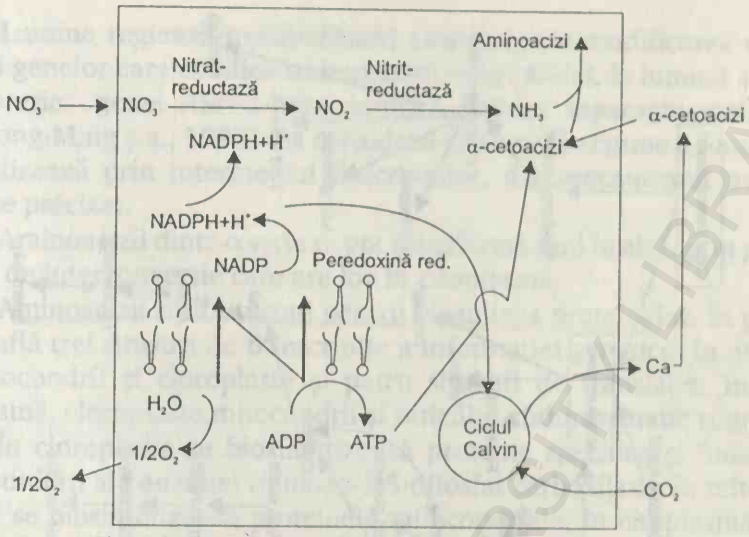


Fig. 8.3. Shema metabolismului azotului în cloroplaste

Biosinteza aminoacizilor şi interconversia acestora este prezentată în *figura 8.3.*, din care se remarcă compuşii iniţiali utilizaţi, aminoacizii rezultaţi şi localizarea biosintezei. Astfel:

- din piruvat se biosintetizează: valina, leucina şi izoleucina în cloroplaste;
- din glutamat se biosintetizează: arginina, prolina şi ornitina în cloroplaste;
- din fosfoglicerat se biosintetizează: glicina, serina şi cisteina în peroxizomi, mitocondrii şi cloroplaste;
- din fosfoenolpiruvat se biosintetizează: triptofanul, fenilalanina şi tirozina în cloroplaste;
- din oxalacetat se biosintetizează acidul aspartic, lizina, homoserina, metionina şi treonina, proces ce se desfăşoară în plastide, necesitând un consum mare de energie (Brian, 1990);
- din ribulozo-5-fosfat se formează histidina *(Fig. 8.4.)*.

În procesul de biosinteză a aminoacizilor din cloroplaste se utilizează atât amoniul rezultat din reducerea nitraţilor, cât şi cel produs în procesul de fotorespiraţie, iar coordonarea procesului se realizează pe cale genetică. Astfel, în plantele *Arabidopsis* au fost identificate genele ASP-3 care codifică sinteza aspartat aminotransferazei, genele GDH pentru glutamat dehidrogenază, GLT pentru glutamat sintază şi GLN-1 pentru glutamin-sintază (Hong-Ming ş.a., 1995).

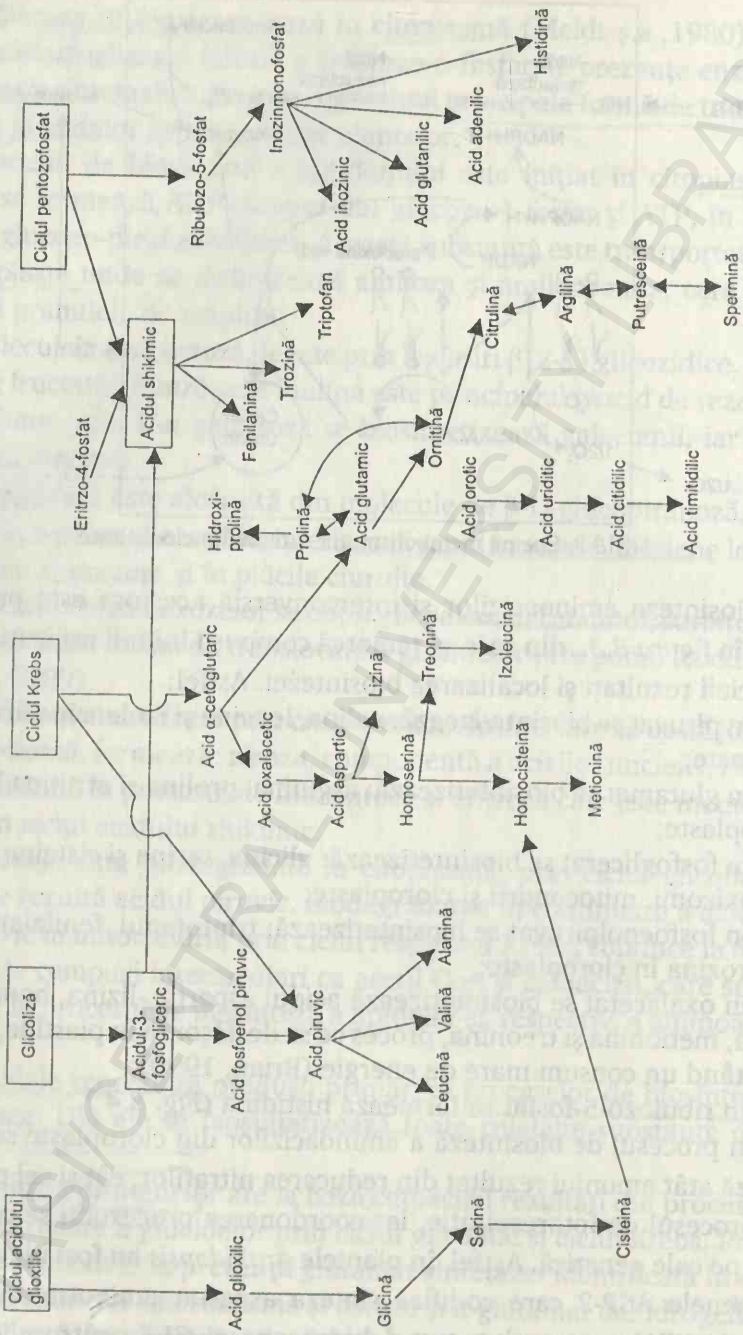


Fig. 8.4. Schema biosintezei aminoacizilor, bazelor purinice şi pirimidinice

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Lumina reglează metabolismul azotului prin modificarea expresiei genelor care codifică sinteza enzimelor. Astfel, la lumină are loc represia genei ASN-1 care codifică sinteza asparagin sintetazei (Hong-Ming ş.a., 1995). Se consideră că această acţiune a luminii se realizează prin intermediul fitocromilor, dar mecanismul nu este bine precizat.

Aminoacizii dintr-o serie se pot transforma unii în alţii, prin procesul de interconversie care are loc în citoplasmă.

Aminoacizii sunt utilizaţi pentru biosinteza proteinelor. În plante se află trei situsuri de transcripţie a informaţiei genetice: în nucleu, mitocondrii şi cloroplaste şi patru situsuri de translaţie: în citoplasmă, cloroplaste,mitocondrii şi reticulul endoplasmatic rugos.

În cloroplaste se biosintetizează proteine specifice şi îndeosebi subunităţi ale enzimei ribulozo-1,5-difosfat carboxilaza, în mitocondrii se biosintetizează proteinele mitocondriale, în citoplasmă proteinele citoplasmatice şi unele protein-enzime, iar în reticulul endoplasmatic rugos proteinele de rezervă, cele care intră în constituţia pereţilor celulari şi unele protein-enzime specifice. În acest organit se sintetizează şi protein-enzimele din glioxizomi, peroxizomi, veziculele proteice şi sferozomi.

Proteinele din cloroplaste şi din mitocondrii rezultă din polipeptidele sintetizate în aceste organite şi în citoplasmă. Subunităţile polipeptidice mici biosintetizate în citoplasmă sunt transportate prin membranele cloroplastelor sau a mitocondriilor, apoi sunt asamblate în aceste organite, în prezenţa unor enzime specifice (Lieberman, 1983).

Biosinteza lipidelor are la bază glicerolul şi acizii graşi. Glicerolul se formează din reducerea dihidroxiaceton fosfatului rezultat din procesul de glicoliză, iar acizii graşi rezultă din condensarea multiplă a unutăţilor de acetil CoA, existente în cloroplaste în concentraţie de 50 μmol (Post-Besttenmiller ş.a., 1982). Se consideră că acetil CoA provine din mitocondrii şi este transportată sub formă de acetat liber sau sub formă de acetil carnitină.

Procesul de biosinteză a acizilor graşi se desfăşoară în stroma cloroplastelor din frunze şi în proplastidele din seminţe şi rădăcini (Harwood, 1988). În prima etapă a acestui proces acetaţii liberi sunt activaţi sub formă de acetil CoA, în prezenţa enzimei acetil CoA sintetază. Acetil CoA, în prezenţa dioxidului de carbon şi a enzimei acetil CoA carboxilază, formează o moleculă activă de malonil-CoA. Aceasta se leagă de o proteină acil transportoare (ACP), cu greutatea

moleculară de 9 kDa, rezultând malonil-ACP (Ohlrogge şi Browse, 1995). În continuare malonil-ACP intră în reacţie de condensare cu acetil CoA, rezultând un compus cu 4 atomi de carbon. Prin condensări succesive se formează acizi graşi cu 16 şi 18 atomi de carbon. Iniţial se sintetizează acizi graşi saturaţi, care ulterior sunt desaturaţi, astfel încât 75 % din acizii graşi din plante sunt nesaturaţi. Desaturarea lipidelor are loc în membrana plastidelor şi a reticulului endoplasmatic neted, în prezenţa unei desaturaze (Browse şi Somerville, 1991).

Transportul acizilor graşi se face sub forma acidului oleic. Acesta se leagă de proteina acil-transportoare (ACP) şi sub forma acid oleic-ACP (Ohlrogge ş.a, 1979) este transportat prin membranele cloroplastului, prin citoplasmă, până în reticulul endoplasmatic neted. În acest organit celular are loc formarea acizilor fosfatidici, în urma a două reacţii prin care se transferă acizii graşi, la glicerol-3-fosfat. Tot în reticulul endoplasmatic se formează diacilglicerolul, fosfatidil colina şi fosfatidil etanolamina şi are loc interconversia acizilor graşi, prin scurtarea sau alungirea lanţului şi prin modificarea numărului de duble legături.

Biosinteza acizilor graşi, în principal a acizilor palmitic şi oleic, este un proces mare consumator de energie. Pentru fiecare unitate de acetat convertită în acizi graşi se consumă 2 mol de $NADPH+H^+$ şi 1 mol de ATP.

Fosfatidil colina şi fosfatidil etanolamina sunt utilizate în procesul de biosinteză a trigliceridelor, care se acumulează între cele două straturi de fosfolipide ale membranei plasmatice din diverticulele reticulului endoplasmatic neted. Această acumulare provoacă separarea bistratului lipidic în două jumătăţi, iar una din ele va constitui membrana noii formaţiuni, care se dilată şi se strangulează formând sferozomul (oleozomul).

Gradul de saturare a lipidelor biosintetizate este dependent de temperatură. La temperaturi coborâte se biosintetizează mai mult acizi graşi nesaturaţi (Harwood, 1989), iar la temperaturi ridicate, mai mult acizi graşi saturaţi. Acest proces de sinteză a acizilor graşi nesaturaţi, la temperaturi coborâte, contribuie la creşterea rezistenţei plantelor la ger datorită sintezei acizilor graşi nesaturaţi, la care modificarea de fază (trecerea de la sol la gel) are loc la temperaturi mai coborâte.

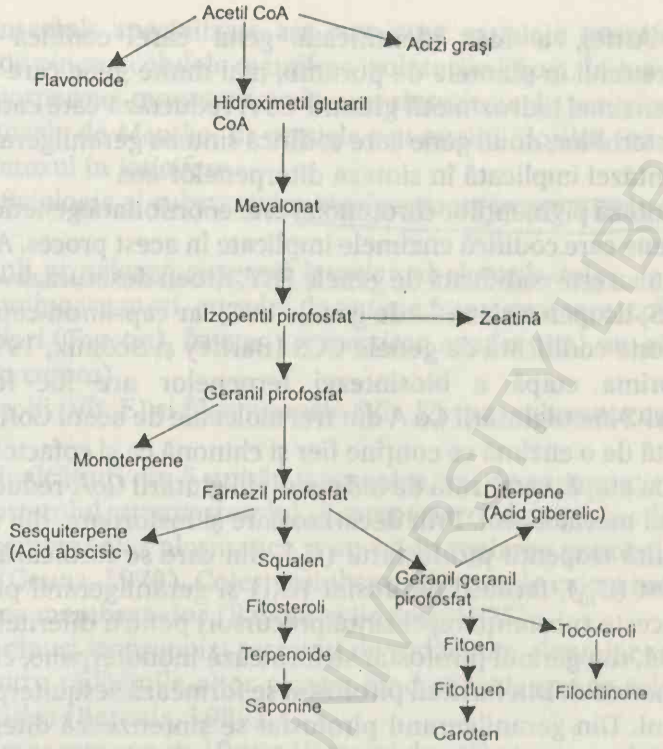


Fig. 8.5. Ciclul mevalonat

În cazul seminţelor oleaginoase, lipidele de rezervă sunt utilizate în procesul de gluco-neogeneză în care se biosintetizează glucidele necesare pentru procesul de creştere.

Metabolismul terpenelor se desfăşoară în ciclul mevalonat şi are ca produs iniţial acetil CoA *(Fig. 8.5.)*. În acest ciclu se sintetizează monoterpene, sesquiterpene, diterpene, triterpene şi tetraterpene, dintre care se pot menţiona: linalolul, limonenul, giberelinele, acidul abscisic, ubichinona, pigmenţii carotenoizi etc.

Biosinteza acestor substanţe este coordonată genetic, prin codificarea sintezei enzimelor ce catalizează reacţiile din acest ciclu. Astfel, în cazul tomatelor enzimele implicate în sinteza carotenilor sunt codificate astfel: fitoen desaturaza este codificată de gene situate în cromozomul 3, fitoen sintaza de gene situate în cromozomii 2 şi 3 (Bartley şi Scolnik, 1994). McGrawey şi Croteau (1995), într-o lucrare de sinteză privind metabolismul terpenelor subliniază faptul că până în prezent au fost identificate numeroase gene care codifică biosinteza protein-enzimelor implicate în metabolismul acestor sub-

stanţe. Astfel, a fost identificată gena care codifică sinteza ent-kaurenului în plantele de porumb, mai multe gene care codifică sinteza enzimei hidroximetil glutaril Co A reductază care catalizează sinteza sterolilor, două gene care codifică sinteza geranilgeranil pirofosfat sintazei implicată în sinteza diterpenelor etc.

Biosinteza pigmenţilor carotenoizi este coordonată genetic de mai multe gene care codifică enzimele implicate în acest proces. Astfel, fitoen sintaza este codificată de genele PSY, fitoen desaturaza — de genele PDS, licopen ciclaza — de genele LYC, iar capsantin-capsorubin sintaza este codificată de genele CCS (Bartley şi Scolnik, 1995).

În prima etapă a biosintezei terpenelor are loc formarea 3-hidroxi-3-metilglutaril Co A din trei molecule de acetil CoA, reacţie catalizată de o enzimă ce conţine fier şi chinonă ca şi cofactor. În cea de a doua etapă, catalizată de hidroximetil glutaril CoA-reductază, se formează mevalonatul. Prin decarboxilare şi fosforilare, din mevalonat rezultă izopentil pirofosfatul (C_5), din care se formează geranil pirofosfat (C_{10}), farnesil pirofosfat (C_{15}) şi geranilgeranil pirofosfat (C_{20}). Aceste substanţe reprezintă precursori pentru diferitele terpene. Astfel, din geranil pirofosfat se formează monoterpene, ca linalolul şi limonenul. Din farnesil pirofosfat se formează sesquiterpenele şi squalenul. Din geranilgeranil pirofosfat se sintetizează diterpenele, kaurenul care este precursorul giberelinelor şi al acidului abscisic şi fitoenul, care este precursorul pigmenţilor carotenoizi (McGarvey şi Croteau, 1995).

Localizarea la nivel celular a diferitelor etape ale procesului de sinteză a terpenelor este dificilă. Izopentil pirofosfatul poate fi biosintetizat în toate structurile celulare unde se sintetizează terpene (Bach, 1987). Situsul specific pentru sinteza monoterpenelor îl constituie plastidele. Sinteza farnesil pirofosfatului şi a sesquiterpenelor derivate, precum şi a triterpenelor incluzând fitosterolii, are loc în citoplasmă şi la nivelul reticulului endoplasmatic (Beligneri ş.a., 1988; Goodwin, 1979). Diterpenele se biosintetizează în plastide, unde a fost identificată activitatea geranilgeranil pirofosfat sintazei. În cloroplaste a fost identificată activitatea ent-kauren sintazei care catalizează sinteza ent-kaurenului, precursorul citochininelor. Tot în cloroplaste se biosintetizează pigmenţii carotenoizi şi tocoferolii (Bartley şi Scolnik, 1995), iar ubichinona este biosintetizată în mitocondrii şi microzomi (Swiezewska ş.a.,1993).

Biosinteza terpenelor are loc în toate celulele plantelor. În cazul speciilor care sintetizează cantităţi mari de terpene, sinteza acestora

are loc în celule specializate aşa cum sunt canalele rezinifere din frunzele de pin sau celulele rezinifere izolate din *Thuja*. În cazul plantelor angiosperme, monoterpenele sunt sintetizate în peri glandulari de pe frunzele de *Mentha*, în petalele sau pistilul florilor (ex. linalolul), iar latexul în laticifere.

Rolul fiziologic al substanţelor biosintetizate în acest ciclu este diferit.

- Carotenii protejează sistemul lamelar al cloroplastelor la intensităţi luminoase mari, au rolul de antene fotoreceptoare, colorează unele flori (*Tagetes*), fructe (*Lycopersicon esculentum*) sau rădăcini (*Daucus carota*).
- Tocoferolii (Vit. E) şi filochinonele (Vit. K) sunt substanţe cu rol vitaminic.

Sterolii alcătuiţi din 5 unităţi izoprenice, ca, de exemplu: colesterolul, sitosterolul, stigmasterolul şi campesterolul se găsesc în compoziţia membranelor plasmatice şi au rol în reglarea permeabilităţii acestora (Geuns, 1978). Colesterolul ca şi clorura de calciu are rol în stabilizarea membranelor (Bassim şi Pocket, 1975).

- Unii compuşi izoprenoizi secretaţi de rădăcinile plantelor sunt toxici pentru rădăcinile altor plante, fiind considerate ca substanţe allelopatice (Bernais, 1989).
- Numeroase terpene cu 10 sau 15 atomi de carbon, cu grad mare de volatilitate, sunt cunoscute sub denumirea de *uleiuri volatile* şi conferă aroma caracteristică pentru unele organe ale plantelor: flori, fructe, seminţe etc.
- Ciclul acidului shikimic are ca substrat eritrozo-4-fosfatul, produs în ciclul pentozofosfat. Rezultă fenolii, ligninele, antocianii şi aminoacizii fenolici, aşa cum este triptofanul din care se biosintetizează auxina *(Fig. 8.6)*. Haslam (1993) consideră că în condiţii normale 20 % din carbonul fixat de plante este utilizat în ciclul shikimat.

În acest ciclu, fosfoenolpiruvatul şi eritrozo-4-fosfatul se condensează într-un compus cu 7 atomi de carbon: 3 deoxi-D-arabino-heptulosonat-7-fosfat (DHAP), din care rezultă corismatul, pe următoarea cale: DAHP→3 dihidrochinat→3 dihidroshikimat→shikimat→corismat. La rândul său, corismatul reprezintă compusul iniţial pentru 3 cicluri: din primul rezultă fenilalanina, ligninele şi flavonoidele, din cel de al doilea triptofanul, auxinele, glucozinolaţii, fitoalexinele şi alcaloizii şi din cel de al treilea tirozina şi melaninele (Radwanski şi Last, 1995).

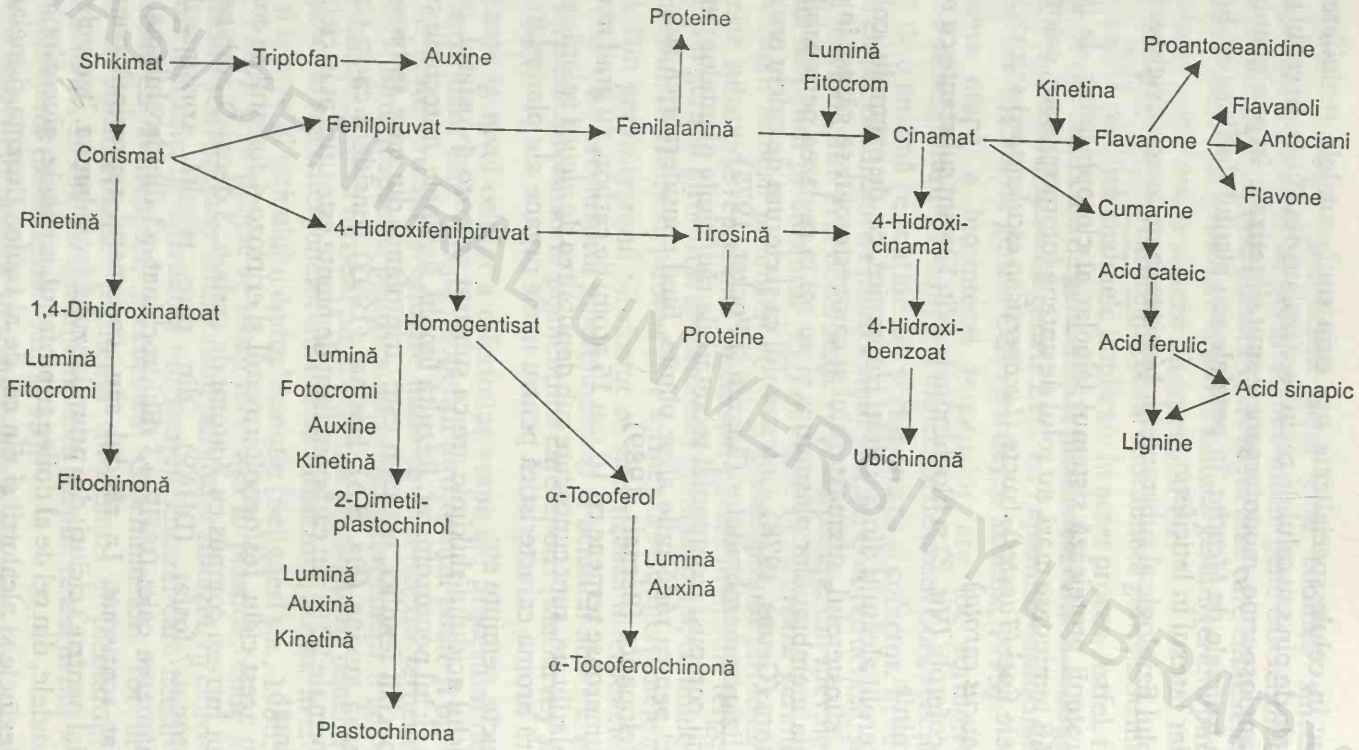


Fig. 8.6. Ciclul acidului shikimic

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Enzima-cheie a ciclului acidului shikimic este fenilalaninamoniu liaza (PAL), care este legată de membrana reticulului endoplasmatic, cloroplastelor, mitocondriilor şi de membranele plasmatice (Albert ş.a., 1977).

Leziunile mecanice şi atacul patogen induce formarea ARNm care codifică sinteza DAHP sintazei, stimulând ciclul shikimat. Enzimele care catalizează reacţiile din acest ciclu sunt sintetizate în ribozomii din citoplasmă (Schmid, 1992). Activitatea acestor enzime a fost pusă în evidenţă în cloroplaste şi identificarea acesteia în citoplasmă este incertă (Forlani, 1994).

Substanţele care se formează în acest ciclu au importante funcţii fiziologice. Astfel:

- *plastochinona* transportă electronii în procesul de fotosinteză;
- *aminoacidul triptofan* este precursorul hormonului de creştere auxină;
- *fenilalanina* este precursorul pigmenţilor flavonoizi şi ai ligninelor;
- *tirozina* este precursoarea ubichinonei, substanţă transportoare de electroni în procesul de respiraţie.

În ciclul acidului shikimic, care se desfăşoară în reticulul endoplasmatic şi în citoplasmă, se biosintetizează şi acizii fenolici: *p-cumaric, cinamic, cafeic, ferulic, clorogenic,* precum şi *galotaninurile.* Aceste substanţe conferă gustul caracteristic fructelor nematurate şi au o acţiune antibactericidă (Hemingway şi Karchesy, 1989). Substanţele fenolice pot stimula sau inhiba acţiunea hormonilor (Corcoran ş.a.,1972), inhibă sinteza ATP-ului în mitocondrii (Stenlid, 1970), precum şi activitatea unor enzime (Van Sumere ş.a., 1975) sau a curenţilor citoplasmatici din celulele perilor absorbanţi (Popovici şi Reznic, 1976). Unele substanţe fenolice (acidul ferulic, lunularic, clorogenic şi catechinele) au efect inhibitor asupra germinării seminţelor.

Prin oxidarea unor substanţe ca tirozina din tuberculii de *Solanum tuberosum,* dopamina din fructele de *Musa,* acizii fenolici din fructele de *Malus,* în prezenţa fenolazelor, se formează melanine de culoare neagră, care conferă culoarea caracteristică pentru fructele lezate mecanic sau senescente.

Unii fenoli constituie substanţe allelopatice, aşa cum este juglona produsă de *Juglans regia,* acidul salicilic produs de *Quercus falcata,* acidul ferulic produs de *Adenostoma* etc. (Harborne, 1980).

Derivaţii acidului cinamic au fost identificaţi în vacuole şi în cloroplaste (Riley şi Kolattukudy,1975).

Enzimele implicate în biosinteza substanţelor flavonoide: calcon-flavon izomerază şi flavonoid hidrolază au fost identificate în reticulul endoplasmatic şi în cloroplaste (Weissenback ş.a., 1976), iar substanţele flavonoide au fost identificate în vacuole, spaţiul extraplasmatic şi cloroplaste (Plesser şi Weissenback, 1977). Biosinteza substanţelor flavonoide este coordonată genetic. Kubasek ş.a. (1992) menţionează că în specia Arabidopsis au fost identificate 4 gene care intervin în acest proces.

Fosket (1994) menţionează că în cazul plantelor de porumb au fost identificate următoarele gene implicate în codificarea biosintezei enzimelor ce catalizează biosinteza antocianilor: gena C_2 pentru enzima calcon sintază, gena A_1 pentru enzima dehidroquercetinreductază şi gena Bz1 pentru enzima UDP glucozo: flavonol 3-o-glucotransferază. Autorul menţionează că antocianii se pot forma în orice organ al plantelor de porumb, biosinteza acestora fiind indusă de genele reglatoare: gena Pl care induce formarea antocianilor în organele vegetative şi genele C_1 şi B care induc formarea antocianilor în stratul celulelor cu aleuronă din cariopse.

Sinteza este localizată în citoplasmă pentru monomeri, dimeri şi trimeri şi în vezicule, denumite impropriu "antocianoplaste", pentru produşii finali. Antocianii formaţi sunt transportaţi din aceste vezicule în vacuolă, printr-un proces de pinocitoză, iar membranele veziculelor pot fi încorporate în tonoplast.

În ciclul acidului γ-aminolevulinic care se desfăşoară în cloroplaste, se biosintetizează pigmenţii clorofilieni. Substanţele care sunt utilizate în acest ciclu biosintetic sunt: aminoacidul glicină şi succinil CoA, produsă în ciclul Krebs. Din aceşti doi compuşi, pe calea: 2-amino-3 cetoadipat→5- aminolevulinat→porfobilinogen→uroporfobilinogen→coproporfirinogen→protoporfirinogen se formează protoporfirina IX. Prin încorporarea unui ion de magneziu, în prezenţa chelaţilor, rezultă Mg-protoporfirina IX. Aceasta se transformă în Mg-protoporfirină monometilester, Mg-2,4-divinil feoporfirină C_5 monometilester şi în final Mg-2-vinil feoporfirină C_5, care se esterifică cu fitolul: $C_{20}H_{39}OH$, formând clorofila *a*.

Substanţele secundare se acumulează în vacuole, au o compoziţie diferită şi provin din cicluri biosintetice variate.

Acizii organici rezultă din ciclul Krebs, iar substanţele fenolice din ciclul acidului shikimic.

Alcaloizii sunt substanţe heterociclice azotate, care se găsesc în peste 13 000 de specii. Majoritatea alcaloizilor vegetali provin din

amine sau din aminoacizi şi numai o parte provin din precursori izoprenoizi în care azotul este încorporat într-o etapă târzie a ciclului biosintetic (Roddick, 1980). Aşa este cazul solaninei din *Solanum tuberosum* şi al tomatidinei din *Lycopersicon esculentum*.

Alcaloizii au fost identificaţi în vacuole, cloroplaste şi spaţiul extraplasmatic (Matile, 1976). Enzimele implicate în sinteza acestor substanţe au fost identificate în membranele reticulului endoplasmatic, în plasmalemă şi în tonoplast (Saini şi colab., 1976). Dintre alcaloizi, nicotina are ciclul biosintetic mai bine studiat. Compuşii primari sunt arginina şi ornitina care sunt decarboxilate şi metabolizate la forma conjugată de putresceină. Biosinteza nicotinei are loc în vezicule mici, care provin din reticulul endoplasmatic sau din complexul Golgi şi care conţin enzimele implicate în acest proces. Membrana acestor vezicule este permeabilă pentru compuşii terţiari care se pot sintetiza în alte situsuri. Compuşii cuaternari formaţi sunt eliberaţi în vacuolă, în urma fuziunii acesteia cu vezicule (Hashimoto şi Yamada, 1994).

Rolul fiziologic al alcaloizilor nu este bine precizat.

Glicozidele cianogenetice ca amigdalina şi prunazina au fost identificate în vacuolele celulelor (Saunders ş.a., 1977), iar enzimele implicate în sinteza unor glicozide cianogenetice au fost identificate în membrana reticulului endoplasmatic (Shimada şi Conn, 1977).

Glicozidele cianogenetice au fost identificate în peste 1 000 de specii, 500 genuri şi 100 familii de plante. Dintre aceste substanţe, cele mai cunoscute sunt: amigdalina şi prunasina din *Rosaceae* şi sambunigrina din *Caprifoliaceae*. Se apreciază că aceste substanţe au rol protector împotriva atacului produs de unele animale.

Aminele sunt larg răspândite în plante atât ca amine simple (primare, secundare, terţiare), cât şi ca amine cu diferite grupări funcţionale (alcoolice, fenolice, carboxilice etc.).

Dintre amine prezintă importanţă putresceina, care se formează din ornitină (în *Pisum, Nicotiana*), cadaverina care se formează din lizină (în *Lupinus, Pisum*), triptamina care se formează din tirozină (în *Hordeum, Lolium*), dopamina care se formează din dihidroxifenil alanină (Smith, 1980).

Putresceina, spermina şi spermidina interacţionează cu acizii nucleici şi pot fi implicate în felul acesta în biosinteza proteinelor. Putresceina, cadaverina, spermina şi spermidina în concentraţie de $10^{-4} - 10^{-6}$ mol stimulează procesul de creştere (Bagni, 1966), iar do-

pamina reprezintă precursorul pentru formarea compuşilor melanoizi, din fructele de *Musa*.

Substanţele volatile care conferă aromă fructelor reprezintă compuşi intermediari ai metabolismului: alcooli, aldehide, cetone, esteri, eteri etc., substanţe cu grad ridicat de volatilitate.

8.2. Depozitarea substanţelor de rezervă

Glucidele reprezintă principalele substanţe de rezervă, pentru majoritatea speciilor vegetale.

Glucoza, fructoza şi zaharoza reprezintă principalele glucide de rezervă din numeroase specii de fructe. Conţinutul în glucoză variază între 1,16 % la piersici şi 7,28 % la struguri, fructoza variază între 0,87 % la caise şi 7,33 % la struguri, iar zaharoza între 0,22 % la cireşe şi 10,0–10,6 % la banane.

Glucoza, fructoza şi zaharoza se acumulează în vacuole (Hulme, 1970). Transportul prin tonoplast al acestor glucide se face cu consum de energie sau prin cotransport antiport cu cationii (Willenbrink, 1982).

În vacuole se acumulează şi invertaza acidă, care este biosintetizată în reticulul endoplasmatic rugos şi este transportată de veziculele golgiene. Această enzimă găseşte pH-ul optim în vacuolă, care reprezintă situsul primar de activitate al enzimei.

Atunci când celulele au nevoie de substrat biodegradabil, o parte din zaharoză străbate în sens invers tonoplastul şi este biodegradată în citoplasmă (Avigard, 1983).

Amidonul nu a fost identificat în numeroase fructe (ex. struguri), dar constituie principala substanţă de rezervă din tuberculii de *Solanum tuberosum* sau din cariopsele cerealelor. Conţinutul în amidon variază în funcţie de specie:

70,0–80,0 %	*Oryza sativa* (în seminţe)
64,7–66,0 %	*Zea mays* — " —
63,7–67,9 %	*Triticum* — " —
49,8–63,0 %	*Avena* — " —
15,8 %	*Musa paradisiaca* (în fructe)
13,2–23,0 %	*Solanum tuberosum* (în tuberculi)

Amidonul poate fi identificat sub formă de granule în cloroplastele frunzelor verzi, constituind o formă tranzitorie de depozitare şi în amiloplastele din organele de rezervă: seminţe, fructe, tuberculi etc.

(Martin şi Smith, 1995). Diametrul granulelor de amidon variază între 1 şi 100 microni.

Acumularea amidonului începe la sfârşitul fazei de diviziune a celulelor, în cazul seminţelor şi la iniţierea tuberizării, în cazul tuberculilor.

Tuberculii se formează din mugurii terminali ai unor stoloni, iar creşterea începe imediat după iniţierea lor şi este relativ constantă. Ritmul de creştere se accelerează după ce tuberculii au acumulat circa 25 % din substanţele de rezervă. În perioadele de stres când se reduce aprovizionarea cu asimilate, amidonul depozitat în primii tuberculi poate fi hidrolizat şi transportat în tuberculii nou-formaţi.

Depozitarea amidonului se face în amiloplaste. O celulă din seminţele de *Triticum* poate să conţină până la 500 amiloplaste, fiecare având 3–7 granule de amidon.

Substanţa primară pentru biosinteza amidonului o constituie ADP-glucoza care este sintetizată în citoplasmă din glucozo-1-fosfat şi ATP, în prezenţa enzimei ADP-glucozo pirofosforilază. ADP-glucoza este transportată în amiloplast, unde are loc biosinteza amidonului. Acest proces se desfăşoară în prezenţa enzimelor legate de membrana internă a amiloplastelor (Jenner, 1982). Formarea legăturii 1,4-α-D-glicozidice este catalizată de enzima amidon sintetază care este activată de potasiu. Aceasta ar putea fi şi explicaţia faptului că plantele cu carenţă de potasiu nu acumulează amidon, ci glucide simple. În tuberculii de *Solanum tuberosum* au fost identificate două forme de amidon sintetaze: una legată de granulă şi alta solubilă (Murata ş.a., 1965).

Banks ş.a. (1974) au identificat în leucoplaste 1,4-α- D-glucani, care în momentul în care ajung la o acumulare critică se cristalizează, formând nucleul granulei de amidon. Amidon sintaza catalizează formarea legăturii 1,4-α-glicozidice între capătul nereducător al glucanului preexistent şi radicalul glucozil al ADP-glucozei. În felul acesta se formează lanţuri de molecule de glucoză care dau naştere amilozei şi amilopectinei.

Amiloza reprezintă aproximativ 11–35% din masa amidonului, în funcţie de specie şi conţine câteva sute sau mii de molecule de glucoză unite prin legături 1,4-α-glicozidice, care alcătuiesc un lanţ foarte puţin ramificat (Kainuma, 1988). Amilopectina reprezintă aproximativ 70 % din masa amidonului şi conţine 2 000–500 000 molecule de glucoză. Se prezintă sub forma unui lanţ ce prezintă nu-

meroase ramificaţii legate 1,6-α-glicozidic (Manners, 1985). Formarea legăturilor 1,6-α-glicozidice este catalizată de enzima de ramificare (Martin şi Smith, 1995).

Ritmul de acumulare a amidonului este de 4 mg/sămânţă/zi la *Pisum sativum (Fig. 8.7.)*. Acest ritm este influenţat de conţinutul în acid abscisic al seminţelor. Juliano şi Varner (1969) au constatat că la seminţele acestei specii depozitarea amidonului este însoţită de biodegradarea acestuia. În general, acidul abscisic stimulează acumularea asimilatelor în seminţele de *Glycine* (Ackerson, 1985).

Ritmul de acumulare a amidonului în seminţele de *Zea mays* este de 0,005 mg/sămânţă/zi în zilele a 9-a, a 10-a după fecundare, pentru ca după alte 2 zile să crească la 0,17 mg/sămânţă/zi, după 4 zile să ajungă la 3,37 mg/sămânţă/zi şi după 6 zile la 7,44 mg/sămânţă/zi (Tsai ş.a., 1970).

Amidonul care se depozitează în seminţele de *Triticum* are trei surse de glucide. Cea mai mare cantitate provine din frunze, dar s-a constatat că spicele care conţin clorofilă aprovizionează cariopsele cu circa 10 % din cantitatea depozitată (Lupton, 1969). În etapa de maximă intensitate a depozitării substanţelor de rezervă are loc retranslocarea a circa 10 % din glucidele depozitate temporar în tulpini (Moorby, 1981).

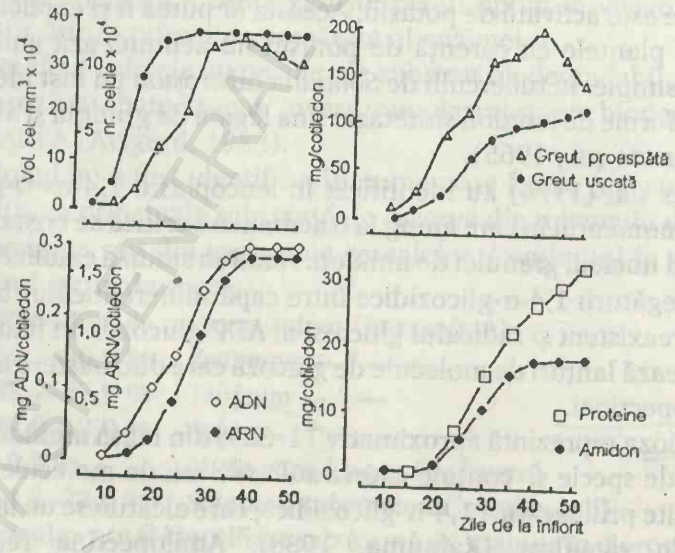


Fig. 8.7. Acumularea amidonului, substanţei uscate şi a azotului proteic în seminţele de *Pisum* (după Millred şi Spencer, 1971)

Sfârşitul procesului de depozitare a substanţelor de rezervă în celulele endospermului cariopselor de cereale este însoţit şi de moartea acestor celule (Bethke ş.a., 1996).

Membranele amiloplastelor cresc concomitent cu acumularea amidonului. Kirk şi Tilney Bassett (1978) au precizat că în cazul amiloplastelor din tuberculii de *Solanum tuberosum*, la care creşterea granulelor de amidon este mai rapidă faţă de cea a membranei, se determină ruperea acesteia.

Fructanii reprezintă glucidele specifice de rezervă din bulbii de *Allium*. Biosinteza acestei substanţe are la bază zaharoza, care este convertită de zaharozo:zaharozo fructozil transferază, în trigliceride: glucoză-fructoză-fructoză. Glucoza eliberată din acest triglicerid este transformată în zaharoză, care este utilizată pentru alungirea lanţului, reacţie catalizată de două fructan: fructan fructozil transferaze, localizate în tonoplast. Acumularea fructanilor are loc în vacuolă.

Numărul moleculelor de fructoză din fructani variază între trei şi câteva sute de molecule.

În rădăcinile de *Cychorium intybus*, în lunile mai – iunie se biosintetizează fructani cu greutatea moleculară mare, în luna septembrie se realizează conţinutul maxim, iar pe parcursul păstrării, conţinutul în fructani scade cu circa 60 % (Bhatia ş.a., 1974).

Inulina este alcătuită din 35 molecule de fructoză, conectate prin legături β-2,1-glicozidice. Fiecare moleculă de inulină are la capăt câte o moleculă de glucoză. Cercetările efectuate de Carpita ş.a. (1991) au precizat că inulina din *Cichorium intybus* conţine şi legături β-2,6-glicozidice.

Acumularea inulinei are loc în vacuolele celulelor şi în cazul rădăcinilor tuberizate de *Dahlia* se prezintă sub forma unor cristale incolore.

Galactanii formează îngroşări ale pereţilor celulari, în cotiledoanele seminţelor de *Lupinus*. Aceste substanţe sunt alcătuite din molecule de galactoză, legate 1,4-β-glicozidic.

Lipidele de rezervă din plante sunt reprezentate în principal de trigliceride. Acestea se află în cantităţi foarte mici în frunze, tulpini şi rădăcini şi se acumulează, mai ales, în seminţe şi fructe.

Conţinutul în lipide din organele de depozitare ale plantelor variază între 0,11 % în tuberculii de *Solanum*, 0,13 % în fructele de

Armeniaca vulgaris şi realizează valori maxime de 45–50 % la *Helianthus annuus* şi 64 % la *Ricinus communis*.

Acumularea lipidelor se face sub formă de picături în citoplasmă şi cromoplaste (granule osmeofile), dar cea mai mare cantitate se acumulează în sferozomi (oleozomi).

Sferozomii au diametrul de 1 μm şi sunt învelite frecvent de o membrană monostrat. Acumularea lipidelor nu determină creşterea dimensiunilor acestora, ci a numărului lor.

După Salisbury şi Ross (1991), aceste organite se formează din reticulul endoplasmatic. Esterificarea glicerolului cu acizii graşi are loc în acest organit, iar lipidele biosintetizate se depozitează între cele două straturi ale membranei reticulului endoplasmatic. Ca urmare, sferozomii sunt înveliţi de un strat de proteine de forma unor ciupercuţe: oleozine, printre care se găsesc molecule de fosfolipide (Huang, 1992), iar la interior se găsesc trigliceride. Acestea din urmă reprezintă 90–95 % din conţinutul în lipide.

Proteinele de rezervă sunt reprezentate în principal de: globuline, albumine, prolamine, gluteline şi histone, iar conţinutul acestora variază cu specia. Valorile conţinutului în proteine variază între : 0,6 % la *Cucumis sativus* şi 0,7 % la *Citrullus vulgaris*, şi ajunge la: 10 % la *Zea mays*, 13 % la *Triticum aestivum*, 18 % la *Ricinus communis*, 20 % la *Pisum sativum*, 23 % la *Helianthus annuus* şi 37 % la *Glycine max*.

Monomerii proteinelor sunt asamblaţi iniţial în reticulul endoplasmatic rugos, unde se formează trimeri. Aceştia sunt transportaţi în veziculele de depozitare, unde formează hexameri. Acest proces necesită scindarea specifică a subunităţilor prezente în trimeri, rezultând o modificare conformaţională, favorabilă asamblării. Această scindare este catalizată de proteaze (Shewry ş.a., 1995).

Acumularea proteinelor de rezervă este un proces coordonat genetic. În organele de depozitare, respectiv în ovulele în curs de dezvoltare, se află gene care codifică proteinele de rezervă. Aceste gene au fost studiate de Higgins (1984). Transferarea genelor care codifică sinteza faseolinei într-o plantă de *Nicotiana tabacum* a determinat sinteza acestei substanţe în embrionul seminţelor, în mod similar cu seminţele de *Vicia* (Kuhlemeier ş.a., 1987). Biosinteza zeinei din plantele de *Zea mays* este codificată de aproximativ 100 de gene, în timp ce biosinteza glicininei din plantele de *Glycine max* este codificată de 5 gene care fac parte din două subfamilii.

În funcţie de informaţia genetică transmisă, în veziculele proteice se acumulează:

- prolamine în seminţele de *Zea mays* (Singh şi Sastry, 1978);
- complexe de fitină şi proteine în seminţele de *Hordeum* (Pernollet, 1978);
- prolamine şi gluteline în seminţele de cereale;
- prolamine şi albumine în seminţele de *Ricinus* (Youle şi Huang, 1978);
- prolamine (5 %) şi gluteline (80 %) în seminţele de *Oryza* (Tanaka ş.a., 1980).

Granulele de aleuronă sunt alcătuite din proteine şi se găsesc în celulele stratului cu aleuronă, din seminţele de cereale (Kocon ş.a., 1978). Aceste granule au diametrul de 4 μm şi se prezintă sub formă de globoid şi cristaloid.

Dintre albumine, cele mai studiate sunt legumelina din seminţele de leguminoase şi lucina din cele de *Ricinus*.

Globulinele sunt reprezentate în principal de: faseolina din seminţele de *Phaseolus*; glicina din *Glycine*; legumina din *Pisum, Phaseolus, Lens*; vicilina din *Vicia*; amandina din *Migdalus*; tuberina din *Solanum tuberosum* şi corilina din seminţele de *Corillus avelana*.

Prolaminele identificate în seminţe ca substanţe de rezervă sunt reprezentate de avenina din *Avena*, gliadina din *Triticum*, hordeina din *Hordeum* şi zeina din *Zea mays*.

Glutelinele au fost identificate în seminţele de *Triticum* şi *Oryza*, sub formă de glutenină.

Proteinele de rezervă sunt depozitate în vezicule care se formează din reticulul endoplasmatic rugos sau reprezintă vacuole specializate (Salisbury şi Ross, 1991). Proteinele biosintetizate în reticulul endoplasmatic rugos pătrund în canalicule şi se acumulează la capetele acestora, unde formează o veziculă de depozitare. Aşa se întâmplă în cazul prolaminelor din orez (Krishanan ş.a.,1986) şi porumb (Larkins şi Hurkman, 1978).

Veziculele provenite din vacuole se pot apropia de poliribozomii reticulului endoplasmatic sau se pot înconjura temporar cu ribozomi, care sintetizează proteinele care se depozitează în aceste vezicule (Momna ş.a., 1992). În cazul ovăzului şi orezului, globulinele sintetizate în reticulul endoplasmatic rugos sunt transportate în complexul Golgi şi de aici în vezicule rezultate din fragmentarea vacuolei (Shewry ş.a.,1995).

În cariopsele de orez, orz, grâu şi secară se găsesc vezicule proteice formate atât din reticulul endoplasmatic rugos, cât şi din vacuolă. Levanony ş.a. (1992) consideră că veziculele proteice derivate din re-

ticulul endoplasmatic rugos pot fuziona cu cele formate din vacuole. Mecanismul care determină reţinerea şi depozitarea unor proteine în veziculele formate din reticulul endoplasmatic rugos sau transportul acestora în veziculele formate din vacuolă nu este precizat.

În veziculele proteice din floarea-soarelui, ricin şi dovleac albuminele sunt depozitate împreună cu globulinele, în timp ce în cariopsele de porumb se depozitează separat chiar şi α-zeina, care se află în centrul veziculei, de β- şi γ-zeină, care se află la periferie.

În seminţele de cereale, veziculele proteice umplu celulele stratului cu aleuronă. În seminţele de *Zea mays*, acumularea granulelor de amidon în amiloplaste exercită o presiune asupra veziculelor proteice, determinând ruperea membranei şi eliberarea proteinelor în citoplasmă.

Acumularea azotului proteic în seminţele de *Pisum* este mai lentă în primele zile după înflorit, se intensifică după circa 12 zile şi scade ca intensitate după 20 de zile de la înflorit.

O mare parte din proteine sunt depozitate în plante sub formă de glicoproteine: vicilină şi legumină.

Basha şi Beevers (1976) au precizat că vicilina din *Pisum* este o glicoproteină ce conţine în principal D-manoză, iar legumina conţine D-glucoză. Legarea glucidelor de proteine se face în prezenţa enzimei glicozil transferază. Această enzimă implicată în biosinteza glicoproteinelor a fost identificată în membranele reticulului endoplasmatic, ale glioxiozomilor şi ale mitocondriilor (Elbun, 1981).

Depozitarea substanţelor secundare se face, în general, în vacuolele celulelor. În cazul plantelor lemnoase, unele substanţe secundare se depozitează şi în duramen, care este alcătuit din vase lemnoase nefuncţionale. În aceste celule moarte se acumulează: substanţe tanoide, lipide, gome, răşini, săruri ale acizilor organici etc., în proporţie de până la 25 % din substanţa uscată a acestora.

Depozitarea acestor substanţe nu are loc în xilemul plantelor tinere, ci numai după 5–10 ani la *Eucalyptus*, 15–20 ani la *Pinus*, 80–100 de ani la *Fagus* (Dadswell şi Hillis, 1962).

BIBLIOGRAFIE

Andrews,T.J. şi *Lorimer, G.H.* – în The Biochemistry of Plants, vol. 10, Hatch şi Boardman edit. New York.

Bach, T.J.– Plant. Physiol Biochem. 1987, 25, 163–178.

Bartley, G.E. şi *Scolnik, P.A.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1994, 45, 287–301.

B.C.U. „M. EMINESCU" IAȘI

Bartley, G.E., Scolnik, P.A. – Plant. Cell, 1995, 7, 1027–1038.

Beligneri, L. ş.a. – J. Plant. Physiol. 1988, 132, 80–85.

Bethke, P.C. ş.a. – Plant. Physiol. 1966, 110, 521–529.

Black, C.C. – Ann. Rew. Plant. Physiol. 1973, 24, 253–286.

Bottrill, D.E. ş.a. – Plant. Soil. 1970, 32, 424–438.

Bowes, G. ş.a. – Biochem. Biophys. Res. Commun. 1971, 45, 716–722.

Browse, J. şi *Somerville, C.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1991, 42, 467–507.

Bryan, J.K. – Advances in biochemistry of amino acid biosynthesis. În The Biochemistry of Plants, vol. 5. New York, 1990, 161–196.

Butterfass, T. – Cell Biology Monographs, vol. IV, Berlin, Heidelberg, New York, 1979.

Chappell, J. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1995, 46, 521–547.

Chapman, E.A. şi *Osmond, C.B.* – Plant. Physiology. 1974, 53, 893–898.

Crawford, N.A. ş.a. – Arch. Biochem. Biophys. 1989, 271, 223–239.

Czygan, F.C. – Plant. Pigments. Berlin, 1981.

Duddridge, J.A. şi *Read, D.J.* – New Phytol. 1984, 96, 565–573.

Ehleringer, J.R. şi *Bjorkman, O.* – Plant. Physiol. 1977, 59, 86–90.

Forlani, G. ş.a. – Plant. Physiol. 1994, 105, 1107–1114.

Fosket, D.E. – Plant. Growth and Development. San Diego, New York, Boston, Londra, Sydney, Tokyo, Toronto, 1994.

Gabrielsen, E.K. – Physiol. Plant. 1984, 1, 5–37.

Gamotakis, D.F. şi *Yokum, C.F.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1990, 41, 215–276.

Gibbs, M. şi *Latzko, E.* – Encycl. Plant. Physiol., vol. 6, Berlin, Heidelberg, New York, 1990.

Gifford, R.M. şi *Evans, L.T.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1981, 32, 485–509.

Glass, A.D.N. – Plant. Nutrition. Boston, 1989.

Goodwin, T.W. – Plant. Physiol. 1979, 30, 369–404.

Govindjee, V. şi *Coleman, W.J.* – Scientific American. 1990, 262, 50–58.

Gunning, B.E.S. şi *Ster, M.W.* – Ultrastructure and the Biology of Plant. Cell. Londra, 1975.

Guterrez, M. ş.a. – Biochem. Syst. Ecol. 1976, 4, 47–49.

Hashimoto, T. şi *Yamada, Y.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1994, 45, 257–285.

Haslam, E. – Shikimic Acid. Metabolism and Metabolites. Chichester,1993.

Hatch, M.D. şi *Osmond, C.B.* – în Encycl. Plant. Physiol., vol. 3, Stocking şi Heber edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

Hermann, K.M. – The Plant. Cell. 1995, 7, 907–917.

Hesketh, J.D. – Crop Sci. 1963, 3, 493–496.

Holmgren, A. – Ann. Rev. Biochem. 1985, 54, 237–271.

Hon-Ming, L. ş.a. – The Plant. Cell. 1995, 7, 887–898.

Huang, A.H.C. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1992, 43, 177–200.

Imada, K. – Plant. Cell Physiol. 1976, 17, 355–365.

Kelly, G.J. ş.a. – Progr. Bot. 1989, 50, 74–101.

Kisaki, K. – Plant. Cell Physiol. 1973, 14, 505–514.

Kleiring, H. şi *Wischer, M.* – Z. Pflanzenphysiol. 1968, 58, 248–251.

Kleiring, H. şi *Wischer, M.* – Z. Pflanzenphysiol. 1980, 98, 365–370.

Knox, R.S. – în Topics in Photosinthesys, vol. 11, Barber edit. New York, Oxford, 1977.

Kortschak, H.P., Hart, C.E. şi *Burr, B.O.* – Plant. Physiol. 1965, 40, 209–213.

Krishanan, H.B. ş.a. – Planta. 1986, 169, 471–480.

Ku, S.B. ş.a. – Plant. Physiol. 1977, 59, 868–872.

Kubasek, W.L. ş.a. – The Plant. Cell. 1992, 14, 1229–1236.

Larkins, B.A. şi *Hurkman, W.J.* – Plant. Physiol. 1978, 62, 256–263.

Lawler, D.W. şi *Fock, M.* – Planta (Berlin), 1975, 126, 247–258.

Lea, P.J. şi *Miflin, B.J.* – în The Biochemistry of Plants, vol. V. Stumpf şi Conn edit. Londra, New York, 1980.

Levanony, H ş.a. – J. Cell Biol. 1992, 119, 1117–1128.

Lichtenthaler, H.K. – Z. Naturforsch. 1982, 37, 464–475.

Martin, C. şi *Smith, A.M.* – The Plant. Cell. 1995, 7, 971–985.

McGarvey, D.J. şi *Croteau, R.* – The Plant. Cell. 1995, 7, 1015–1026.

Melis, A. şi *Brown, J.S.* – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1980, 77, 4712–4716.

Moss, D.N. – Crop Sci. 1966, 6, 351–354.

Ogren, W.L. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1984, 35, 415–442.

Ohki, K. şi *Young, C.T.* – în Photosynthesis and Plant. Development. Marcelle, Clysters, van Ponke edit. Haga, 1979.

Ohlrogge, J. şi *Browse, J.* – The Plant. Cell. 1995, 7, 957–970.

Ojima M. ş.a. – Proc. Crop. Sci. Soc. Jpn. 1965, 33, 437–442.

Osborne, B.A. şi *Smith, F.A.* – în Intracellular Communication in Plants. Gunning şi Robards edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

Oxt, D.R. – în Encyclopedia Plant. Physiol, vol. 19, Staehelin şi Armtzen edit. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1987.

Peaslee, D.E. şi *Moss, D.N.* – Soil Sci. Soc. Am. Proc. 1966, 30, 220–223.

Post Beittenmiller, D. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 100, 923–930.

Radwanski, E.R. şi *Last, R.L.* – The Plant. Cell. 1995, 7, 921–934.

Rubin, S. – Sources of Photosyntetically effectiv radiation and Methods of its Measurements. Praga, 1973.

Salysbury, J.L. şi *Floyd, G.L.* – J. Phycol. 1978, 14, 362–368.

Salysbury, F.B. şi *Ross, C.W.* – Plant. Physiology. Belmont, California, 1991.

Samish, Y.B. ş.a. – Plant. Physiol. 1972, 50, 28–30.

Satch, H. ş.a. – Plant. Cell Physiol. 1984, 25, 1205–1214.

Sauer, K. – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 19. Staehelin şi Armtzen edit. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1986.

Scheller, H.V. şi *Moller, B.L.* – Phisiol. Plant. 1990, 78, 484–494.

Sebaneck, J. – Plant. Physiology. Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo, 1992.

Sesztak, Z. – Photosynthesis During Leaf Development. Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985.

Shewry, P.R. – The Plant. Cell. 1995, 7, 945–956.

Sorokina, G.I. – Fiziol. Rast. 1966, 13, 645–651.

Staehelin, L.A. şi *Armtzen, C.J.* – J. Cell Biol. 1983, 97, 1327–1337.

Staehelin, L.A. şi *Armtzen, C.J.* – Encycl. Plant. Physiol., vol. 19. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1986.

Swiezewska, E. ş.a. – J. Biol. Chem. 1993, 268, 1494–1499.

Terry, N. şi *Ulrich, A.* – Plant. Physiol. 1973, 51, 43–47.

Terry, N. – Plant. Physiol. 1976, 57, 477–479.

Walker, J.L. şi *Oliver, D.J.* – J. Biol. Chem. 1986, 261, 2214–2221.

Wrischer, M. şi *Vhrovek, B.* – Acta Bot. Croat. 1969, 28, 411–414.

Wrischer, M. – Acta Hort. Croat. 1981, 40, 73–78.

BCU IAŞI

Capitolul 9
Starea de repaus vegetativ la plante

Plantele care cresc în zonele climatice cu perioade cu condiţii nefavorabile s-au adaptat parcurgând aceste perioade în starea de repaus. Aceasta se caracterizează prin suprimarea creşterilor vizibile şi prin diminuarea intensităţii proceselor fiziologice. Repausul vegetativ, pentru care mulţi specialişti utilizează termenul de *dormanţă*, reprezintă deci o fază a creşterii ritmice a plantelor.

Starea de repaus se poate instala la planta întreagă, aşa cum este cazul speciilor lemnoase şi al arbuştilor, la unele organe subterane ale plantelor bienale şi perene, care sunt prevăzute cu muguri (bulbi, tuberculi, rizomi, tuberobulbi), sau la cele prevăzute cu embrioni (seminţe).

Pentru multe specii de plante repausul vegetativ este obligatoriu, pentru a putea trece la o nouă fază de creştere vegetativă. De asemenea, seminţele plantelor, cu unele excepţii, nu pot încolţi dacă nu au parcurs faza de repaus, chiar dacă au asigurate condiţiile optime pentru germinare.

În funcţie de perioada în care se instalează repausul vegetativ, Lang (1987) deosebeşte:

- *ectodormanţa* (*repausul forţat*) este cauzată de condiţiile de mediu nefavorabile din timpul toamnei, care determină intrarea în repaus înainte de perioada caracteristică;
- *endodormanţa* (*repausul propriu-zis*) se caracterizează prin instalare în perioada caracteristică, fiind determinată de factorii interni. Endodormanţa nu poate fi întreruptă prin modificarea factorilor ambianţi;
- *ecodormanţa* (*repausul secundar*) este determinată de acţiunea factorilor nefavorabili din mediul înconjurător şi se produce după ce plantele au intrat în vegetaţie.

9.1. Mecanismul fiziologic al repausului vegetativ

Concepţia clasică privind mecanismul de inducere a repausului vegetativ susţine rolul prioritar al hormonilor. În anul 1968 Milborrow a descoperit acidul abscisic în seminţe, iar în perioada care a urmat numeroşi cercetători au studiat efectul acestui hormon vegetal.

Galston ş.a. (1980) au precizat rolul acidului abscisic ca hormon inhibitor de creştere şi stimulator pentru intrarea în repausul vegetativ. După Karsen şi colab. (1983), acumularea acidului abscisic în embrion este factorul primar care determină intrarea în repausul seminal. Martin (1991) consideră însă că acidul abscisic este un factor secundar în repausul vegetativ al mugurilor, iar sfârşitul repausului nu este corelat cu conţinutul în acid abscisic.

Acidul abscisic se acumulează în ţesuturile plantelor din zonele temperate expuse la fotoperioade scurte şi la temperaturi coborâte. Pe măsură ce creşte durata perioadei de expunere la temperaturi coborâte, conţinutul în acid abscisic scade.Astfel, conţinutul în acid abscisic al seminţelor provenite de la pomii fructiferi scade ajungând la zero, după 3 săptămâni de expunere la temperatura de 3 °C (Rudnicki, 1969).

Acţiune sinergică cu acest hormon au şi unele substanţe fenolice ca: acidul ferulic, acidul vanilinic, acidul p-cumaric, cumarinele etc.(Come,1983) şi etilena.

Expunerea la temperaturi coborâte a ţesuturilor stimulează procesul de sinteză a auxinelor, giberelinelor şi citochininelor, favorizând ieşirea din repausul vegetativ. Acest efect a fost pus în evidenţă de Luckwill (1952) la seminţele de *Malus stratificate* şi expuse la temperaturi coborâte negative.

Tillberg (1984) a precizat că auxina nu are un rol reglator în repausul seminal la *Rosa, Acer, Pinus, Zea mays* etc.

Acidul giberelic scade cantitativ la începutul perioadei de repaus mugural şi creşte la sfârşitul acestei perioade. Gianfanga şi Rachmiel (1986) au constatat existenţa unui proces de acumulare a giberelinelor în seminţele expuse la temperaturi coborâte, iar Hatch şi Walker (1969) au precizat că aplicarea exogenă a giberelinelor poate înlocui necesarul de frig la mugurii de *Armeniaca* şi *Persica.*

Citochininele stimulează creşterea mugurilor şi germinarea seminţelor. După Davies (1988), rezultatele diferă în funcţie de specie şi cauza ar putea fi viteza diferită de transport a citochininelor prin seminţe spre embrion.

După Dilley (1969), influenţa hormonilor se manifestă atât în urma acţiunii lor individuale, cât şi prin modificarea raportului dintre hormonii stimulatori şi cei inhibitori de creştere.

În procesul de inducere a repausului vegetativ sunt implicate şi nucleotidele adenilate a căror sinteză este blocată pe parcursul acestei perioade. Nucleotidele reprezentate de: uridin trifosfat (UTP), citozin trifosfat (CTP) şi guanozin trifosfat (GTP) sunt indispensabile pentru creşterea mugurilor, constituind forme de transport pentru glucide. O dată cu ieşirea din repausul vegetativ, sinteza acestor substanţe este deblocată (Come, 1992).

Şcoala franceză de fiziologie consideră că repausul vegetativ este reglat genetic. Cercetările efectuate de Purvis (1939) au precizat că la *Secale cereale*, soiul *Petkus*, repausul este controlat de o genă, iar la *Triticum* şi *Hordeum* (tetraploid) sunt implicate cel puţin două gene. Smith (1951) consideră însă că la *Hordeum* există o singură genă de control a repausului vegetativ.

La specia *Arabidopsis thaliana*, controlul genetic al repausului mugural este asigurat de 4 gene (Napp-Zinn, 1969). După Thompson ş.a. (1985), repausul mugural al pomilor fructiferi este controlat de mai multe gene, cu excepţia genului *Alnus*, la care s-a identificat o singură genă care controlează acest proces. În cazul plantelor ierboase, Pauley şi Perry (1987) au constatat existenţa mai multor gene care controlează repausul vegetativ.

După Martin (1991), controlul genetic al repausului vegetativ este complex şi constă în prelucrarea semnalelor din mediul înconjurător, din transformări moleculare şi modificări celulare care determină în final transformări fiziologice. În prima etapă factorii ambianţi determină expresia genelor repausului, care induc formarea unui ARNm ce codifică biosinteza protein-enzimelor implicate în sinteza acidului abscisic, care inhibă procesele de creştere. Aceste procese pot decurge conform schemei:

Factori de mediu Diferenţă mare de temperatură între zi şi noapte Fotoperioade scurte Secetă	→	Receptori	→	Mecanism de transmitere	→	Nucleu Expresia genelor repausului vegetativ	→	ARNm	→	Enzime specifice	→	Acid abscisic

În cea de a doua etapă au loc modificări morfologice şi fiziologice, corelate cu diminuarea intensităţii tuturor reacţiilor metabolice din ţesuturile care intră în repaus.

9.2. Repausul plantei întregi

Starea de repaus vegetativ se instalează la toate organele perene ale plantelor lemnoase: rădăcini, tulpini şi muguri. Intrarea în repaus nu se realizează concomitent în toate aceste organe. Astfel, repausul se instalează mai întâi în muguri, apoi în trunchi şi ramuri şi, în final, în rădăcină (Martin, 1991).

Factorii principali care determină instalarea repausului vegetativ la plantele bienale şi perene sunt reprezentaţi de temperaturile coborâte din timpul nopţii, diferenţele mari de temperatură dintre zi şi noapte, fotoperioadele scurte şi umiditatea redusă a solului, în perioada de început a toamnei.

Fuchigami ş.a. (1977) au constatat că speciile lemnoase expuse la temperaturi coborâte câteva săptămâni, la începutul toamnei, au un repaus profund. Intensitatea repausului diferă: lăstarii vârstnici ai pomilor au un repaus vegetativ mai profund comparativ cu cei tineri, mugurii vegetativi comparativ cu cei florali şi ţesuturile exterioare comparativ cu cele interioare. Intensitatea maximă a repausului vegetativ se manifestă la o săptămână până la o lună, după căderea frunzelor.

Momentul de intrare în repaus vegetativ la speciile lemnoase este indicat de căderea frunzelor. Acest proces are influenţe deosebite asupra proceselor fiziologice din plante. Prin căderea frunzelor se anulează presiunea negativă generată de procesul de transpiraţie, ceea ce conduce la diminuarea absorbţiei apei din sol şi a ritmului de transport al sevei brute. Blocarea cu caloză a vaselor liberiene determină scăderea şi mai evidentă a transportului substanţelor prin plante.

Pierderea apei din ţesuturile organelor perene determină concentrarea sucului celular şi apariţia plasmolizei de iarnă. Concentrarea sucului celular este determinată şi de hidroliza amidonului, depozitat ca substanţă de rezervă în organele perene şi de acumularea glucidelor solubile rezultate din acest proces *(Fig. 9.1.)*. Concentrarea sucului celular determină creşterea rezistenţei la îngheţ a ţesuturilor plantelor. Astfel, ţesuturile din *Acer pseudoplatanus* pot îngheţa primăvara, dacă sunt expuse la temperaturi cuprinse între –1,0 şi

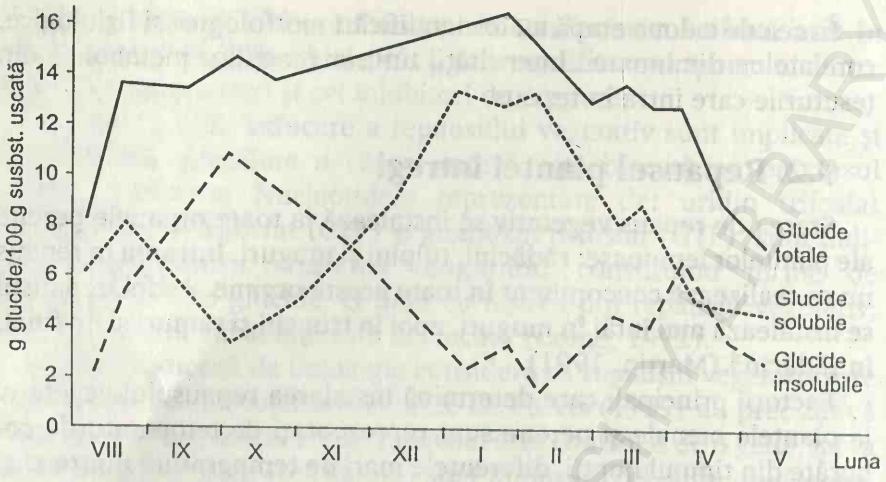


Fig. 9.1. Modificarea conţinutului în glucide totale, solubile şi insolubile din coardele de *Vitis* (după Gifert ş.a., 1961)

–5,0 °C, în timp ce în perioada de repaus temperatura de îngheţ a ţesuturilor scade la –12,0 ... –50,0 °C.

Creşterea concentraţiei sucului celular determină în acelaşi timp şi sporirea viscozităţii citoplasmei. Aceasta conduce la scăderea vitezei curenţilor citoplasmatici şi, ca urmare, a transporturilor intracelulare, cât şi la reducerea activităţii enzimatice.

Din punct de vedere citologic, repausul vegetativ se caracterizează prin întreruperea plasmodesmelor (Romberger ş.a.,1993), fapt ce contribuie la blocarea transportului intercelular pe cale simplasmică.

Pe parcursul perioadei de repaus are loc modificarea balanţei hormonale, modificare determinată de scăderea lentă a conţinutului în acid abscisic din ţesuturi şi biosinteza hormonilor stimulatori de creştere.

Spre sfârşitul iernii, în ţesuturile aflate în repaus vegetativ se observă o intensificare lentă a proceselor fiziologice şi biochimice, corelată cu ieşirea din repaus. Aceste modificări sunt şi mai evidente la începutul primăverii, când condiţiile de mediu devin favorabile pentru desfăşurarea proceselor fiziologice. Durata perioadei de repaus vegetativ variază în funcţie de specie *(Fig. 9.2.)*.

Primele modificări sunt legate de iniţierea absorbţiei apei din sol, hidroliza calozei din vasele liberiene şi refacerea plasmodesmelor. Hidratarea ţesuturilor favorizează intensificarea activităţii enzimatice a procesului de respiraţie şi ca urmare a producerii de energie bio-

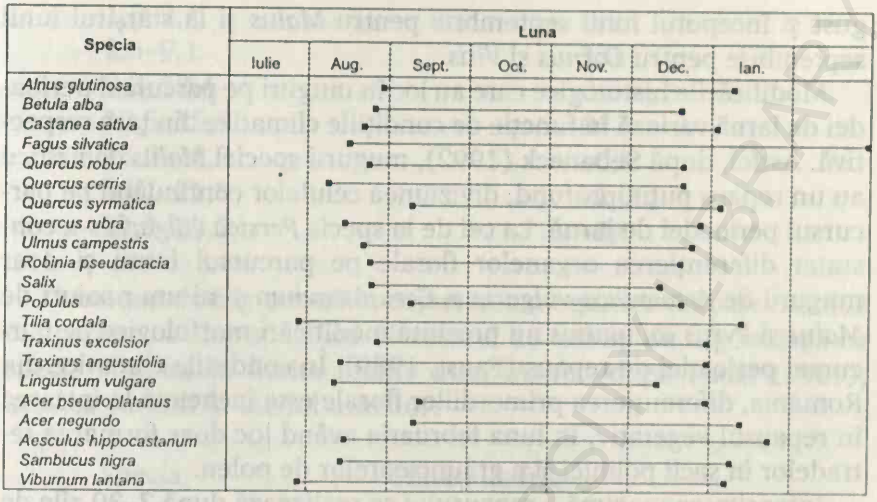


Fig. 9.2. Durata perioadei de repaus vegetativ la unele specii pomicole (după Sebaneck, 1992)

chimică (ATP). Toate aceste modificări stimulează procesele de biosinteză în care sunt implicate enzimele existente în stare inactivă şi ARNm conservat în celulele aflate în stare de repaus. Primele reacţii biochimice nu necesită biosinteza "de novo" a enzimelor, dar ulterior are loc intensificarea procesului de translaţie şi transcripţie şi biosinteza "de novo" a enzimelor implicate în ieşirea din repausul vegetativ.

Glucidele de rezervă sunt biodegradate, iar compuşii intermediari rezultaţi sunt utilizaţi pentru biosinteza substanţelor necesare pentru creşterea mugurilor vegetativi şi florali, precum şi pentru producerea de energie biochimică în procesul de respiraţie.

Formarea frunzelor asigură autonomia faţă de substanţele de rezervă, trecându-se la nutriţia autotrof fotosintetizantă.

9.3. Repausul mugural

Mugurii plantelor lemnoase şi ai arbuştilor fructiferi, cât şi mugurii unor organe subterane ca: bulbii, tuberobulbii, tuberculii şi rizomii intră în repaus vegetativ în perioada cu condiţii nefavorabile ale mediului. Momentul de intrare în repaus a mugurilor nu coincide cu intrarea în repaus a plantei propriu-zise. Astfel, intrarea în repaus a mugurilor se produce în luna iulie pentru *Tilia*, la sfârşitul lunii au-

gust şi începutul lunii septembrie pentru *Malus* şi la sfârşitul lunii septembrie pentru *Cornus* şi *Vitis*.

Modificările histologice care au loc în muguri pe parcursul perioadei de iarnă variază în funcţie de condiţiile climatice din ţara respectivă. Astfel, după Sebaneck (1992), mugurii speciei *Malus domestica* au un repaus puţin profund, diviziunea celulelor continuând pe parcursul perioadei de iarnă. La cei de la specia *Persica vulgaris* s-a constatat diferenţierea organelor florale pe parcursul iernii şi doar mugurii de *Armeniaca vulgaris* şi *Cerasus avium* şi ai unor soiuri de *Malus* şi *Pyrus communis* nu prezintă modificări morfologice pe parcursul perioadei de repaus (Faust, 1989). În condiţiile climatice din România, diferenţierea primordiilor florale este încheiată la intrarea în repausul vegetativ, în luna februarie având loc doar formarea tetradelor în sacii polinici şi a grăuncioarelor de polen.

Intensitatea maximă a repausului se realizează după 7–30 zile de la căderea frunzelor (Fuchigami, 1977) şi este determinată de acumularea în bracteele mugurilor a acidului abscisic, care stimulează repausul vegetativ (Swartz ş.a.,1984).

Durata perioadei de repaus este determinată de temperatura la care sunt expuşi mugurii în această perioadă. În general, temperaturile ridicate prelungesc perioada de repaus, în timp ce temperaturile coborâte stimulează ieşirea din repaus (Amling şi Amling, 1980). Astfel, temperaturile cuprinse între 0 şi 7,2 °C determină ieşirea din repaus a mugurilor multor specii de plante (Bennett, 1950). Limitele optime ale acestor temperaturi variază în funcţie de specie şi anume între –3,5 şi 10 °C pentru *Betula pubescens* (Samish, 1954), 7 şi 10 °C pentru *Pyrus communis* (Westwood şi Bjornstad, 1968) şi este de 6 °C pentru *Armeniaca vulgaris* (Erez şi Lavee, 1971).

Ieşirea din repaus a mugurilor este controlată genetic şi are loc după acumularea unui număr specific de ore cu temperaturi coborâte. După Richardson ş.a. (1974), numai temperaturile cuprinse între 2,5 şi 9,1 °C sunt active pentru ieşirea din repausul vegetativ. Temperaturile cuprinse între 1,5 şi 2,4 °C şi cele cuprinse între 9,2 şi 12,4 °C sunt pe jumătate active, iar cele cuprinse între 12,5 şi 15,9 °C şi sub 1,4 °C sunt inactive. Temperaturile care depăşesc 16 °C au o acţiune negativă asupra ieşirii din repaus a mugurilor.

Conversia temperaturilor în unităţi de frig se face astfel:

Temperatura, °C	*Unităţi de frig*
1,4	0

1,5–2,4	0,5
2,5–9,1	1,0
9,2–12,4	0,5
12,5–15,9	0
16,0–18,0	–0,5
18,1–21,5	–1,0
21,1–23,0	–2,0

O unitate de frig constă în expunerea mugurilor timp de o oră la temperaturi active specifice. Necesarul de unităţi de frig variază cu specia şi soiul în limite relativ mari. Astfel, după Faust (1989), acestea variază în modul următor:

Specia	Unităţi de frig
Cydonia	50–400
Armeniaca	150–900
Malus	200–2000
Persica	200–1100
Cerasus	500–1300
Prunus	700–1700

Limitele relativ mari ale unităţilor de frig necesare pentru o specie sunt determinate de variaţia necesarului de frig a diferitelor soiuri. Powell (1987) menţionează că unele soiuri de *Malus* rezistente la temperaturi coborâte acumulează necesarul de frig în luna februarie, în timp ce la soiurile sensibile la temperaturi coborâte, durata acestei perioade se reduce la jumătate. După Sebaneck (1992), repausul mugural încetează la sfârşitul lunii decembrie şi începutul lunii ianuarie, la cele mai multe specii pomicole spontane. Momentul ieşirii din repausul vegetativ este indicat de diviziunea ţesutului sporogen din stamine şi formarea tetradelor de microspori.

Faust şi colab. (1991) au precizat că ieşirea din repaus vegetativ a mugurilor speciei *Malus domestica* este însoţită de conversia apei legate în apă liberă. Această transformare s-a produs după expunerea mugurilor la frig timp de 600 ore în cazul soiului Ana cu cerinţe reduse faţă de temperatură şi după 4000 ore de frig, în cazul soiului Northern Spy, cu cerinţe mari faţă de temperatură. Aplicarea de tratamente cu *Tidiazuron*, la mugurii parţial expuşi la frig, determină transformarea apei legate în apă liberă în decurs de 24 ore.

Determinările efectuate de autori au evidenţiat că acumularea apei libere este însoţită de intensificarea activităţii enzimatice şi a procesului de respiraţie. Aceste transformări favorizează transportul intracelular prin intermediul curenţilor citoplasmatici, formarea de ATP şi de compuşi intermediari necesari pentru procesele de biosinteză şi biosinteza substanţelor implicate în procesul de creştere.

În momentul în care mugurii acumulează un număr specific de ore cu temperaturi active ridicate, se declanşează procesul de înflorire. Pomii fructiferi care necesită un număr mare de unităţi de frig înfloresc mai târziu cu 2–3 săptămâni. În aceste condiţii, suma temperaturilor active necesare pentru înflorire este mai mare (Swartz şi Powell, 1981).

Repausul mugural al organelor de rezervă subterane: bulbi, tuberobulbi, tuberculi, rizomi etc. prezintă unele aspecte specifice.

În cazul tuberculilor de *Solanum tuberosum*, intensitatea maximă a repausului se realizează cât aceştia sunt fixaţi încă pe plantă. Milborow (1972) consideră că acidul abscisic este cel mai important hormon care induce repausul vegetativ la tuberculi. Burton (1982) precizează că în cazul tuberculilor de *Solanum tuberosum*, substanţele inhibitoare de creştere se formează în plantă şi sunt translocate în tuberculi înainte de recoltare.

Bruisma şi Swart (1970) au introdus noţiunea de "intensitate a repausului". Acest indicator a fost determinat astfel: tuberculii secţionaţi au fost introduşi într-o soluţie de giberelină cu concentraţia de 1–5 ppm, după care au fost aşezaţi cu partea secţionată pe nisip umed, la temperatura de 20 ^{0}C şi umiditatea relativă a aerului de 90 %. Intensitatea repausului s-a apreciat în funcţie de lungimea totală a lăstarilor. Rezultatele obţinute au evidenţiat că repausul scade ca intensitate după recoltare şi au permis clasificarea a 30 de soiuri, în funcţie de intensitatea acestui proces.

Cercetările efectuate de Burton (1982) au precizat că în timpul perioadei de repaus a tuberculilor, conţinutul în gibereline este redus, dar creşte considerabil în timpul intrării în vegetaţie. De asemenea, conţinutul în triptofan, precursor al auxinei, a crescut spre sfârşitul perioadei de repaus vegetativ al tuberculilor de *Solanum tuberosum*, în timp ce conţinutul în acid abscisic a prezentat o diminuare lentă.

Cercetările efectuate de Coleman şi King (1984) au scos în evidenţă rolul pe care îl are distrugerea plantelor de *Solanum tuberosum* în translocarea şi acumularea acidului abscisic în tuberculi.

Burzo ş.a. (1987) au precizat că intensitatea procesului de respiraţie a tuberculilor are valoarea minimă la recoltare când se află în repaus (4,5–4,7 mg CO_2/kg/h) şi creşte la 19,2 mg CO_2/kg/h după 297 zile de păstrare la temperatura de 4 °C, când s-a manifestat intrarea în vegetaţie a acestora.

Activitatea ascorbinoxidazei a fost identificată doar în muguri şi a prezentat valoarea maximă după 110 zile de păstrare a tuberculilor de cartof, la temperatura de 4 °C, concomitent cu primele semne vizibile de creştere a mugurilor. Activitatea catalazei este mai intensă în primele 60–80 zile de păstrare, după care prezintă o diminuare, urmată de o creştere, pe parcursul perioadei de intrare în vegetaţie a mugurilor.

Activitatea peroxidazei are o dinamică opusă cu a catalazei, cele mai mici valori fiind determinate în mugurii aflaţi în repaus (la recoltare) şi creşte pe măsură ce mugurii intră în vegetaţie.

Activitatea polifenoloxidazei are valoarea maximă în muguri. În parenchimul subocular, activitatea acestei enzime a fost pusă în evidenţă după 55 zile de păstrare a tuberculilor la temperatura de 4 °C, iar în parenchimul central, după 98 de zile. Pe măsură ce tuberculii ies din repausul vegetativ, activitatea acestei enzime se intensifică.

Bulbii de *Allium cepa* intră în repaus vegetativ numai după cca 12–24 zile de uscare în aer, perioadă în care intensitatea procesului de respiraţie scade de la 17,3 mg CO_2/kg/h la 6,5 mg CO_2/kg/h.

Conţinutul în substanţe inhibitoare din bulbi are valoarea maximă pe durata perioadei de repaus, iar cel de auxine, gibereline şi citochinine are valoarea minimă *(Fig. 9.3.)*. Pe parcursul perioadei de păstrare la temperaturi coborâte, conţinutul bulbilor în substanţe inhibitoare scade, iar cantitatea de auxine, gibereline şi citochinine creşte (Isemberg ş.a.,1974).

Activitatea catalazei şi peroxidazei este mai redusă pe parcursul perioadei de repaus a bulbilor de *Allium cepa*, în timp ce activitatea ascorbinoxidazei a fost determinată doar în mugurii care intră în vegetaţie (Burzo ş.a., 1987).

Analizele biochimice efectuate la bulbii de *Allium cepa* au evidenţiat scăderea lentă a conţinutului în glucide solubile pe parcursul perioadei de repaus vegetativ, în timp ce conţinutul în acid ascorbic a crescut cu 9,68 mg/100 g în perioada de ieşire din repaus.

În cazul rădăcinilor de *Daucus carota*, intensitatea procesului de respiraţie a scăzut lent de la 57,0 mg CO_2/kg/h, la recoltare, la 9,68

mg CO_2/kg/h, după 87 zile de păstrare la temperatura de 0 °C (Burzo ş.a., 1988). Acest fapt conduce la concluzia că intrarea în repaus a rădăcinoaselor se realizează după recoltare mult mai târziu comparativ cu celelalte specii.

Materialul săditor floricol este reprezentat de unele organe subterane ale plantelor floricole, care sunt prevăzute cu muguri. Aceste organe sunt următoarele:

- bulbii la: *Tulipa, Narcissus, Lilium, Amaryllis, Hyacinthus;*
- tuberobulbii la: *Gladiolus, Freesia;*
- rădăcinile tuberizate la: *Dahlia;*
- rizomii la: *Iris*.

În etapa de recoltare a materialului săditor floricol, creşterile vegetative sunt foarte reduse. În cazul bulbilor de *Tulipa* şi al rizomilor de *Iris* s-a constatat că în faza de recoltare organogeneza este iniţiată în muguri (Le Nard,1980), dar creşterile sunt lente din cauza efectului dominant al acidului abscisic.

Repausul vegetativ al materialului săditor horticol a suscitat interesul a numeroşi specialişti. Observaţia că unii bulbi şi tuberobulbi cresc numai după ce au fost expuşi o perioadă la temperaturi coborâte a condus la ideea că într-o anumită perioadă aceste organe se găsesc într-o fază de repaus vegetativ. Pe parcursul acestei perioade, materialul săditor floricol are un conţinut ridicat de acid abscisic şi alte substanţe inhibitoare, ca, de exemplu, acid caprilic (Le Nard, 1980). A fost identificată şi prezenţa auxinelor şi a giberelinelor, dar într-o cantitate mică.

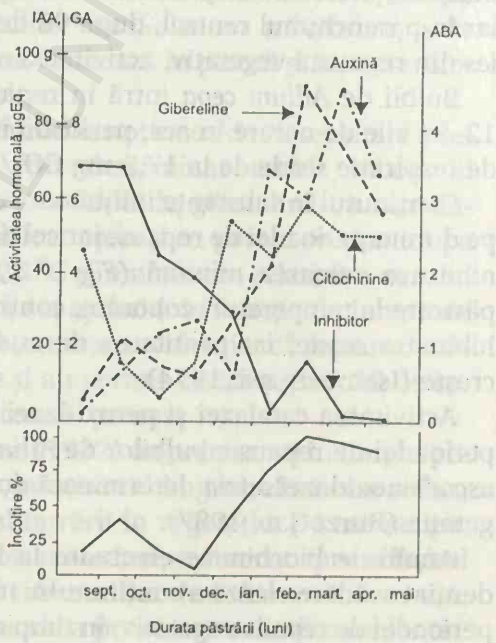


Fig. 9.3. Dinamica conţinutului de hormoni din bulbi de ceapă păstraţi la 5–8 °C (după Isemberg ş.a., 1974)

Kamerbeck ş.a. (1972) au clasificat materialul săditor floricol, din punctul

de vedere al repausului, în modul următor:
- cu perioadă lungă de repaus: *Gladiolus, Lilium;*
- cu perioadă scurtă de repaus: *Tulipa, Hyacinthus, Narcissus;*
- aparent fără repaus: *Iris.*

Expunerea materialului săditor floricol,după recoltare, la temperatura de 30 ^{0}C timp de 3 săptămâni, stimulează intrarea în repaus şi scurtează perioada de diferenţiere a organelor florale (Le Nard, 1980).

În cazul bulbilor de *Tulipa*, diferenţierea mugurilor florali este iniţiată în timpul perioadei de uscare a tijei florale. Pe parcursul perioadei de repaus vegetativ, în bulbii de *Tulipa* se desfăşoară lent două procese: unul de organogeneză, în timpul căruia se diferenţiază organele florale, definitivându-se structura florii şi unul de creştere a mugurului floral.

Temperaturile coborâte, apropiate de 0 ^{0}C, prelungesc perioada de repaus vegetativ, inhibând diferenţierea şi creşterea mugurilor florali. Condiţiile optime de temperatură pentru ieşirea din repausul vegetativ şi pentru stimularea procesului de înflorire la *Tulipa* (Cernăianu ş.a., 1979) sunt următoarele: .

20 ^{0}C pentru iniţierea şi formarea organelor florale;

5–9 ^{0}C pentru creşterea organelor florale;

16–18 ^{0}C pentru înflorire.

9.4. Repausul seminal

Seminţele multor specii intră în repaus vegetativ încă în timpul formării lor. După Hilhorst şi Downie (1995), acest repaus primar reprezintă o strategie pentru supravieţuirea în condiţii nefavorabile.

Intensitatea procesului de respiraţie al seminţelor aflate în starea de repaus vegetativ este mult mai scăzută comparativ cu a celorlalte organe ale plantelor, creând posibilitatea păstrării acestora o perioadă lungă de timp.

Cercetările efectuate de autori au stabilit următoarea variaţie a valorilor intensităţii procesului de respiraţie a seminţelor:

Ardei	1,41 mg CO_2/kg/h	Morcov	0,54 mg CO_2/kg/h
Ceapă	1,04 —"—	Ridichi de lună	0,62 —"—
Dovlecei	0,94 —"—	Spanac	0,47 —"—
Fasole	0,387 —"—	Tomate	0,21 —"—
Grâu	0,017 —"—	Varză de toamnă	0,06—"—
Porumb	0,034 —"—	Vinete	0,90 —"—

Ţelină	0,37	—"—	Gulii	0,08	—"—
Leuştean	0,53	—"—			

Repausul seminal este iniţiat spre sfârşitul fazei de creştere a seminţelor. Încetarea aprovizionării cu apă şi cu substanţe asimilate a seminţelor, cât şi deshidratarea acestora generează condiţii de stres care determină represarea unor gene specifice şi blocarea sintezei proteinelor şi a acizilor nucleici.

În tegumentul seminal au fost identificate cumarine (Evenari, 1949) şi fenoli (Murphy şi Noland, 1981), care limitează accesul oxigenului spre embrion, reducând oxidările celulare şi producerea de energie pentru procesul de creştere. Aceste substanţe pot fi îndepărtate prin imersia seminţelor în apă.

Substanţele inhibitoare de creştere care induc repausul seminal se găsesc atât în tegument, cât şi în embrion şi se biosintetizează în perioada ce precede intrarea în repausul vegetativ.

Denis ş.a. (1978) au constatat existenţa în seminţe a unui complex inhibitor alcătuit din mai multe substanţe printre care se pot menţiona unii compuşi fenolici şi acidul abscisic. Acest complex inhibitor se biodegradează pe parcursul perioadei de repaus (Kefeli şi Kodyrov,1971).

Acidul abscisic, principala substanţă inhibitoare de creştere a fost identificată în seminţele a numeroase specii de plante din genurile: *Pisum, Juglans, Fraxinus, Malus, Acer* etc. Această substanţă hormonală a fost identificată în: tegument, cotiledoane, embrion (Enu-Kwesi şi Dumbroff,

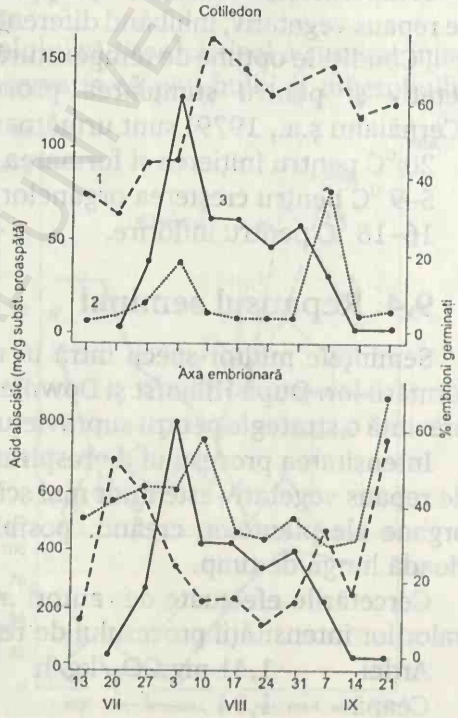


Fig. 9. 4. Conţinutul în acid abscisic şi repausul embrionar al seminţelor de măr: 1 — acid abscisic liber; 2 — acid abscisic legat; 3 — embrioni germinaţi (după Balbo-Zivala şi Dennis, 1977)

1977). Dinamica conţinutului în acid abscisic din seminţele de *Malus* este prezentată în *figura 9.4.*

Alături de substanţele inhibitoare de creştere, în seminţe au fost identificaţi şi hormoni stimulatori de creştere. Nikolaeva (1967) a determinat prezenţa în seminţele de *Acer tataricum* a auxinei, alături de acidul abscisic. Conţinutul în auxină endogenă activă scade treptat pe parcursul intrării în repaus a seminţelor.

Lewak (1985) a precizat că giberelinele şi citochininele din seminţe au o concentraţie scăzută pe parcursul perioadei de repaus, iar Amen (1986) consideră că seminţele se află în starea de repaus vegetativ nu numai din cauza prezenţei substanţelor inhibitoare, ci şi din lipsa substanţelor stimulatoare de creştere.

Conţinutul în substanţe stimulatoare şi inhibitoare de creştere variază în diferite părţi ale seminţelor. Acest raport poate regla translocarea hormonilor, biosinteza acestora sau transformarea formelor inactive (conjugate) în forme active (Lewak, 1985).

Existenţa simultană în seminţe a substanţelor stimulatoare şi inhibitoare a repausului seminal face posibilă existenţa următoarelor situaţii.

Starea seminţei	Gibereline	Citochinine	Acid abscisic
Germinare	+	–	–
Germinare	+	+	–
Germinare	+	+	+
Repaus	+	–	–
Repaus	–	–	–
Repaus	–	–	+
Repaus	–	+	–
Repaus	–	+	+

("+" — prezenţa hormonului; "–" — absenţa hormonului)

După Bewley şi Black (1982), există două tipuri de mecanisme care induc repausul seminal: repausul indus de embrion şi cel indus de tegument.

Repausul embrionar se manifestă prin incapacitatea embrionului izolat de a germina când este pus în condiţii favorabile. Acest tip de repaus a fost pus în evidenţă la seminţele de *Acer platanoides, Corylus avellana, Chaenomeles japonica, Fagus sylvatica, Fraxinus excelsior, Hordeum* spp., *Malus sylvestris, Armeniaca vulgaris, Pyrus communis, Rosa* spp., *Triticum aestivum* etc.

În unele cazuri seminţele nu pot germina şi din cauză că embrionul este rudimentar, nedezvoltat. De exemplu, seminţele de magnolia au un embrion mic situat în masa endospermului, iar seminţele de morcov, *Cyclamen* şi *Primula,* au un embrion nedezvoltat.

La unele genuri, ca de exemplu la *Paeonia* şi *Lilium*, radicula embrionului poate creşte rapid, în timp ce axa epicotilă a embrionului rămâne în repaus (Stokes, 1952). Aceste seminţe necesită expunerea timp de 3 luni la temperaturi ridicate pentru creşterea radiculei şi a hipocotilului şi timp de 1–3 luni la temperaturi scăzute pentru creşterea epicotilului.

La seminţele de *Trillium* spp. atât radicula, cât şi axa epicotilă se află în repaus, a cărui intensitate este diferită (Burton, 1944), în timp ce la seminţele de *Convallaria majalus* se observă un repaus incomplet al radiculei (Stokes, 1952).

Seminţele unor specii perene din zonele temperate au nevoie de o perioadă de frig urmată de o perioadă caldă pentru creşterea rădăcinii şi apoi de o a doua perioadă de frig pentru stimularea creşterii tulpinii.

Bewley şi Black (1982) consideră că repausul axei epicotile este indus de ea însăşi, în timp ce repausul radiculei este determinat de tegument. Repausul tulpiniţei embrionului poate fi indus şi de cotiledoane. Bulard şi Monin (1960) au constatat că îndepărtarea cotiledoanelor la seminţele de *Fraxinus excelsior* induce germinarea acestor seminţe. Cotiledoanele pot juca un rol activ şi în inducerea repausului secundar.

Repausul secundar se datoreşte biosintezei şi acumulării acidului abscisic în diferite organe ale embrionului. După Diaz şi Martin (1972), seminţele de *Persica vulgaris* aflate în repaus vegetativ au un conţinut de acid abscisic de 1,5 μg/g substanţă uscată.

Repausul indus de tegument se datoreşte în principal structurii acestuia, precum şi conţinutului în hormoni inhibitori.

Bewley şi Black (1982) relevă că acest tip de repaus se realizează cu participarea următoarelor părţi componente ale seminţelor:
- paleelor şi a lemnei la *Oryza sativa;*
- paleelor, lemnei şi pericarpului la *Avena fatua;*
- paleelor şi pericarpului la *Hordeum* spp.;
- pericarpului la *Betula pubescens;*
- pericarpului şi testei la *Acer pseudoplatanus;*

- testei la *Arachis hypogaea, Pinus strobus, Sinapis arvensis, Robinia pseudacacia, Phaseolus lunatus, Convulvulus* spp.;
- membranelor endospermului la unele soiuri de *Malus domestica*;
- endospermului la *Lactuca sativa* şi *Syringa vulgaris*.

Repausul indus de tegument se poate realiza pe mai multe căi, care vor fi prezentate în continuare:

- Prin impermeabilizarea acestuia pentru apă. Multe seminţe ale plantelor din familiile: *Leguminaceae, Canaceae, Gramineae, Liliaceae* şi *Solanaceae* au tegumentul impermeabil pentru apă. Determinările efectuate de Ballard (1970) cu seminţe de *Trifolium* au precizat că zona exterioară a tegumentului, cu grosimea de 50–60 μm, alcătuită din cuticulă, subcuticulă suberificată şi celule palisadice, constituie principala barieră impermeabilă a seminţelor.
- La seminţele de *Phaseolus lunatus*, hilul se închide în condiţii de umiditate atmosferică ridicată şi se deschide când umiditatea relativă a atmosferei scade (Stienswat, Pollard şi Campbell, 1971).
- Impermeabilizarea tegumentului pentru gaze reprezintă o altă cale de inducere a repausului. Determinările efectuate de Burton (1965) au condus la concluzia că tegumentul seminal este permeabil pentru gaze, dar hidratarea acestuia determină scăderea evidentă a permeabilităţii. Permeabilitatea pentru oxigen a tegumentului este mai redusă, iar Bewley şi Black (1982) apreciază că aceasta se datoreşte prezenţei pe suprafaţa seminţelor a mucilagiilor, aşa cum este cazul la seminţele de *Sinapis arvensis*. Alte seminţe consumă oxigenul pe măsură ce acesta penetrează prin tegumentul seminal, în procesul de oxidare a unor fenoli aşa cum este florizinul, acidul clorogenic şi acidul p-cumaril-chinic (Come şi Tissaoni, 1968) şi, prin urmare, este disponibil într-o măsură mai mică pentru procesul de respiraţie.
- Impermeabilizarea tegumentului şi fixarea oxigenului, cât şi consumul oxigenului în procesul de respiraţie şi acumularea dioxidului de carbon rezultat modifică compoziţia gazoasă internă şi stimulează intrarea în repaus a seminţelor.
- Acumularea substanţelor inhibitoare în celulele tegumentului constituie o altă cale de inducere a repausului seminal. Bewley şi Black (1982), sintetizând rezultatele cercetărilor efectuate în acest domeniu, subliniază faptul că în tegumentul seminal au fost identificate numeroase substanţe inhibitoare ca: acid abscisic, cumarine, acizi fenolici, catechine, cât şi inhibitori cu compoziţia încă necunoscută.

- Spălarea cu apă a seminţelor de *Rosa* antrenează unele substanţe inhibitoare diminuând conţinutul acestora din tegument, ceea ce favorizează ieşirea lor din repausul vegetativ.
- Tegumentul se opune difuziei spre exterior a substanţelor inhibitoare din celulele seminţelor, favorizând menţinerea repausului vegetativ în cazul seminţelor de *Xanthinum pensylvanicum* (Wareing şi Foda, 1957). Substanţele inhibitoare sunt solubile în apă şi în condiţiile unui sol umed difuzează spre exterior, favorizând ieşirea seminţelor din repausul vegetativ.
- Tegumentul seminal reprezintă în acelaşi timp un receptor pentru radiaţiile luminoase, datorită prezenţei fitocromului. Radiaţiile luminoase roşii şi roşu îndepărtat stimulează formarea fitocromului inactiv şi, respectiv, al celui activ, determinând realizarea unui raport specific între aceste două forme de fitocromi, raport ce stimulează întreruperea repausului la seminţele fotoblastice (ex. *Lactuca sativa*).
- Conţinutul în apă al seminţelor este un factor decisiv în ieşirea din repausul vegetativ al seminţelor. Între conţinutul în apă şi intensitatea proceselor metabolice există o strânsă interdependenţă, aşa după cum rezultă din datele prezentate în *tabelul 9.1.*

Prin creşterea umidităţii seminţelor de cereale de la 11 la 17 %, se determină intensificarea procesului de respiraţie de 45,9 ori. Hidratarea seminţelor contribuie şi la intensificarea activităţii enzimatice. Astfel, Bewley şi Black (1982) au constatat că seminţele care conţin

Tabelul 9.1. **Intensitatea procesului de respiraţie a seminţelor de cereale, în funcţie de conţinutul în apă** (după Burton, 1982)

Genul sau specia	Umiditatea seminţelor, în %			
	11	13	15	17
	mg CO_2/kg/h la 37,8 °C			
Avena	4	7	50	275
Hordeum	4	15	75	580
Oryza	7	18	85	570
Secale	4	11	43	175
Sorghum	19	33	125	520
Triticum	7	18	43	380
Zea mays	26	54	165	760

15–18 % apă au enzimele ciclului pentozofosfat şi glucozofosfat dehidrogenază active. De asemenea, în aceste seminţe au fost puse în evidenţă procese de decarboxilare şi de transaminare.

BIBLIOGRAFIE

Amen, R.D. – Bot. Rev. 1968, 24, 1–31.

Amling, H.J. şi *Amling, K.A.* – J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1980, 105, 536–540.

Balboa-Zavala, O. şi *Dennis, F.G.* – J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1977, 102, 633–637.

Barton, L.V. – Contrib. Boyce Thompson Inst. 1944, 13, 259–272.

Barton, L.V. – în Encycl. Plant. Physiol. Ruhland edit., vol. 15. Berlin, 1965.

Bennett, J.P. – Calif. Agr. 1950, 4, 11–16.

Bewley J.D. şi *Black, M.* – Physiology and Biochemistry of Seeds. Berlin, Heidelberg, New York. 1982.

Bogucki, S. şi *Nelson, D.C.* – Amer. Potato J. 1980, 57, 151–157.

Bruisma, J. şi *Swart* – J. Potato Res. 1970, 1, 29–40.

Bulard, C. şi *Monin, J.* – C.R. Acad Sci. 1960, 250, 2922–2924.

Burton, W.G. – Postharvest Physiology of Food Crops. New York, 1982.

Burzo, I. ş.a. – Bull. Acad. Sci. Agric. et Forest, vol. 16. 1984, 117–122.

Burzo, I. ş.a. – Bull. Acad. Sci. Agric. et Forest, vol. 16, 1987, 109–115.

Burzo, I. ş.a. – Bull. Acad. Sci. Agric. et Forest, vol. 17, 1988, 165–169.

Cernăianu, A. ş.a. – Lucrări ştiinţifice, I,C.V,L,F. 1979, 139–143.

Coleman, W.K. şi *King, R.R.* – Amer. Potato J. 1984, 61, 437–449.

Come, D. – în Postharvest Physiology and Crop Preservation. New York, Londra. 1983.

Come, D. şi *Tissaoni, T.* – C.R. Acad. Sci. Ser. D. 1968, 226, 477–479.

Come, D. – Les vegetaux et le froid. Paris, 1992.

Davies, F.G. – Hort. Science. 1987, 22, 820–824.

Davies, J.P. – Plant. Hormones and Their Role in Plant. Growth and Development. Dordrecht, Boston, Londra, 1988.

Dennis, F.J. ş.a. – J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1978, 103, 314–317.

Dennis, F.G. – What we Know About Dormancy. Sub tipar.

Dilley, D.R. – Hort Sci. 1969, 4, 11–115.

Enez, A. şi *Laves, S.* – J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1971, 96, 711–714.

Enu-Kwesi, L. şi *Dumbroff, E.B.* – Z. Pflanzenphysiol. 1977, 86, 371–377.

Evenari, M. – Bot. Rev. 1949, 15, 153–194.

Faust, M. ş.a. – Hort. Sci. 1991, 26, 887–890.

Fuchigami, L.H. ş.a. – Amer. Soc. Hort. Sci. 1977, 102, 450–452.

Fuchigami, L.H. şi *Chu Nee-Cheng.* – Hort. Sci. 1987, 22, 450–452.

Galston, A.W. ş.a.– The Life of Green Plants. New Jersy, 1980.

Gianfanga, T.A. şi *Rachmiel, S.*– Physiol. Plant. 1986, 66, 154–158.

Hatch, A.H. şi *Walker, D.H.* – J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1969, 94, 304–307.

Hilhorst, H.W.M. şi *Downie, B.* – Journ. Exp. Bot. 1995, 47, 89–97.

Isenberg, F.M.R. ş.a. – Proc. XIX Intern. Hort. Congress, vol. 2. Warşowia, 1974, 129–138.

Kamerbeck, C.A. ş.a.– Proc. 18 th. Int. Hort. Congr. 1972, 5, 233.

Karssen, C.D. ş.a.– Planta, 1983, 157, 158–165.

Kefeli, V.I. şi *Kodyrov, C.S.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1971, 22, 185–196.

Lang, G.A.– Hort. Sci. 1987, 22, 817–822.

Larcher, W. ş.a.– în Temperature and Life. Berlin, Heidelberg, New York, 1973.

Le Nard, M.– Acta Hortic. 1980, 109, 65–71.

Lewak, S. – în Hormonal Regulation of Plant. Growth and Development. Purohit edit. Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985.

Luckvill, L.C. – J. Hortic. Sci. 1952, 27, 53–67.

Martin, G.C. – în Plant. Physiology, vol. 10. New York. 1991.

Milborow, B.V. – în Biochemistry and Physiology of Plant. Growth Substances. Wythman şi Setterfield. Ottava, 1986.

Milborow, B.V. – Biochem. J. 1972, 128, 1135–1146.

Murphy, J.B. şi *Noland, T.L.* – Physiol. Plant. 1981, 52, 375–379.

Napp-Zinn, K. – în The induction of Flowering. Evans edit. Ithaka, New York, 1969.

Nicolaeva, M.G. – Physiology of Deep Dormancy in Seeds. Leningrad, 1967.

Pauley, S.S. şi *Perry, T.O.* – Hort. Sci. 1984, 22, 132–146.

Powell, L.E. – Hort. Sci. 1987, 22, 845–850.

Purvis, O.N. – Ann. Bot. (NS), 1939, 9, 331–332.

Richardson, E.A. ş.a. – Hort. Sci. 1974, 9, 331–332.

Rudnicki, R. – Planta. 1969, 86, 63–68.

Samish, R.M. – Ann. Rev Plant. Physiol. 1954,183–204.

Smith, L. – Bot. Rev. 1951, 17, 1–35.

Stienswat, W., Pollard, L.H. şi *Campbel, W.F.* – J. Am. Soc. Hort. Sci. 1971, 96, 312–315.

Stokes, P. – Ann. Bot. (Londra), 1952, 16, 441–447.

Swartz, H.J. şi *Powell, L.E.* – Acta Hortic. 1981, 120, 173–178.

Swartz, H.J. ş.a. – J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1984, 109, 745–749.

Thompson, M.M. ş.a. – Aplied Genet. 1985, 70, 687–692.

Tillberg, E. – Plant. Physiol. 1984, 76, 84–87.

Trewavas, A.J. şi *Jenes, A.M.* – Whats New in Plant. Physiol. 1981, 12, 5–8.

Van Es A. – International Course on Potato Production. Wageningen, 1980, 79–93.

Vegis, A. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1964, 15, 185–224.

Wareing, P.F. şi *Foda, H.A.* – Physiol. Plant. 1957, 10,266–280.

Westwood, M.H. şi *Bjornstad, H.O.* – Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 1968, 92, 141–149.

BCU IAŞI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Capitolul 10
Creşterea plantelor

Creşterea plantelor este un proces complex, morfologic, fiziologic şi biochimic, care constă în modificări cantitative, ireversibile, finalizate prin sporirea numărului de celule, a volumului şi a masei acestora. În urma desfăşurării acestui proces, plantele realizează dimensiunile caracteristice speciei.

Creşterea reprezintă pentru plante o necesitate vitală pentru o bună nutriţie. Rădăcinile trebuie să crească spre sursele de apă şi de substanţe minerale, frunzele trebuie şă-şi mărească suprafaţa pentru a asigura o bună recepţie a radiaţiilor solare, iar creşterea tulpinii asigură o bună expunere a frunzelor la lumină.

În paralel cu procesul de creştere, se desfăşoară procesul de dezvoltare, care constă în modificări calitative care conduc la parcurgerea fazelor de tinereţe, maturitate şi de senescenţă şi la realizarea capacităţii de înmulţire a plantelor.

Etapele procesului de creştere şi dezvoltare, de la germinarea seminţelor şi până la moartea plantelor, şi influenţa factorilor meteorologici asupra desfăşurării acestor faze sunt studiate de fenologie.

Desfăşurarea procesului de creştere şi maturare se urmăreşte cu ajutorul unor indicatori, aşa cum sunt: germinarea, răsăritul, înfrăţirea, umflarea mugurilor, înfloritul, căderea petalelor, pârga, maturitatea în lapte, maturitatea deplină, îngălbenirea frunzelor, căderea acestora etc. Ritmul de parcurgere al acestor etape este influenţat de factorii externi, dintre care un rol deosebit îl are temperatura. Parcurgerea fazelor de creştere şi maturare poate să aibă loc numai în cazul realizării valorii minime de prag termic şi se desfăşoară în condiţii bune, când se realizează valoarea optimă a acestui parametru. Pragul minim de temperatură şi valorile optime variază în funcţie de specie şi de soi.

Ceilalţi factori ambianţi au o influenţă diferită asupra acestor procese. Astfel, seceta grăbeşte ritmul de desfăşurare a fenofazelor, scurtând perioada de creştere şi maturare. Aprovizionarea abundentă cu azot are însă un efect contrar, prelungeşte perioada de creştere vegetativă a plantelor şi întârzie apariţia fazei de maturitate. Rezultă deci că factorii ambianţi au o influenţă hotărâtoare asupra momentului de iniţiere a unei fenofaze şi asupra duratei acesteia.

Principalele faze fenologice din viaţa plantelor sunt : tinereţea, maturitatea şi senescenţa, fiecare dintre acestea având mai multe etape. Trecerea de la o fenofază la alta se face prin acumulări calitative şi cantitative, iar durata lor este programată genetic. Factorii externi determină activarea genelor care programează formarea ARNm specific pentru biosinteza enzimelor şi a hormonilor care intervin în acest proces. Nu se cunoaşte însă care este "orologiul biologic" care declanşează trecerea de la o fază la alta şi parcurgerea acesteia într-o perioadă de timp caracteristică pentru o specie sau un soi.

Datorită faptului că aplicarea diferitelor măsuri tehnologice se face în funcţie de fenofaze, au fost elaborate clasificări care variază în funcţie de specie. Un stadiu este atins în momentul în care 50 % din plante prezintă modificările caracteristice pentru această etapă.

Notarea diferitelor faze fenologice se face în mod diferit în funcţie de autor (cu cifre sau litere). De exemplu, în cazul cerealelor se utilizează 4 scale, dintre care se utilizează mai frecvent cea elaborată de Feekes, în care notarea se face cu cifre de la 1 la 11:

1 – Răsăritul.
2 – Începutul înfrăţitului.
3 – Înfrăţitul.
4 – Sfârşitul înfrăţitului.
5 – Începutul alungirii paiului.
6 – Apariţia primului nod.
7 – Apariţia nodului al doilea.
8 – Apariţia ultimei frunze.
9–10 – Ligula vizibilă.
10.1 – Teaca este desfăcută.
10.2 – Apariţia spicului: 1/4 înspicat.
10.3 – 1/2 înspicat.
10.4 – 3/4 înspicat.
10.5 – Toate spicele ieşite din teacă.
10.5.1 – Începutul înfloritului.
10.5.2 – Înfloritul mijlocului spicului.

10.5.3 – Sfârşitul înfloritului.
10.5.4 – Formarea cariopsei.
11 – Maturarea cariopsei.
11.1 – Maturitatea în lapte.
11.2 – Maturitatea în ceară.
11.3 – Maturitatea în pârgă.
11.4 – Maturitatea deplină.

În cazul mugurilor florali ai pomilor fructiferi se utilizează alte faze reper. Astfel, în cazul caisului şi al piersicului se disting următoarele faze:

A – Mugur de iarnă (repaus forţat).
B – Umflarea mugurilor.
C – Apariţia sepalelor (începutul dezmuguritului).
D – Apariţia petalelor.
E – Apariţia staminelor.
F – Înflorirea.
G – Căderea petalelor.
H – Formarea fructului.
I – Fruct tânăr.
J – Fruct matur.

10.1. Etapele creşterii celulare

Planul structurii de bază a unei noi plantule este stabilit încă din momentul când s-a realizat 1/3 din embriogeneză, iar axa apical bazală este orientată în direcţia chalază micropil.

Procesul de creştere de la embrion, la planta matură, reprezintă un proces complex, care are la bază activitatea ţesuturilor meristematice. Celulele nou-formate îşi măresc volumul şi acumulează substanţe organice şi minerale.

Creşterea celulelor se desfăşoară în două etape: etapa embrionară, cunoscută şi sub denumirea de *mereză* sau *diviziunea celulară* şi etapa de extensie, denumită şi *auxeză* sau *elongaţie*.

Mereza se desfăşoară la nivelul ţesuturilor meristematice, care sunt alcătuite din celule tinere, delimitate de un perete celular subţire, bogate în citoplasmă şi slab vacuolizate.

Meristemele se formează în timpul embriogenezei, la polul apical şi la cel bazal şi este controlată de gene specifice (Taylor, 1997). Ca urmare, în seminţele în curs de germinare există doar două zone me-

ristematice: a radiculei şi a tulpiniţei, în timp ce în plantele mature există sute de zone meristematice în rădăcini, ramuri, tulpină, floare etc. În procesele de creştere sunt implicate următoarele meristeme:

- Meristemele primare, situate la extremitatea rădăcinii, tulpinii şi a ramurilor, meristeme ce contribuie la creşterea în lungime a plantelor.
- Meristeme secundare: cambiul şi felogenul, care prin diviziune contribuie la creşterea în grosime a tulpinii, datorită faptului că generează xilemul şi floemul şi, respectiv, suberul şi felodermul.

Unele celule rezultate din meristemele primare pot să rămână la starea embrionară, diviziunea lor determinând creşterea unor zone ale frunzelor sau creşterea tulpinii. Aşa este cazul celulelor meristematice difuze din frunzele plantelor dicotiledonate sau meristemele intercalare de la baza internodurilor plantelor graminee.

Reglarea procesului de diviziune celulară este influenţată de factorii mediului înconjurător şi se realizează pe două căi: pe cale hormonală cu participarea citochininelor şi prin reglajul genetic al sintezei ciclinelor (Jacobs, 1997). Aceste proteine când sunt asociate cu enzima ciclin dependent kinază fosforilată (CDKs) au rol stimulator în procesul de diviziune celulară. Genele: NO APICAL MERISTEM, SUPERMAN, CLAVATA 1 şi CLAVATA 2 pot bloca sinteza ciclinelor, având un rol inhibitor asupra acestui proces (Wang ş.a., 1997).

Creşterea organelor plantelor poate fi *definită*, în cazul în care diviziunea celulelor meristematice încetează după o anumită perioadă şi *nedefinită*, când activitatea celulelor meristematice continuă pe tot parcursul perioadei de vegetaţie. O situaţie similară se întâlneşte şi în cazul plantelor întregi, care pot avea creştere definită şi ca urmare talie mică şi creştere nedefinită care se concretizează printr-o talie mare.

Mărimea zonelor meristematice variază după cum urmează: meristemele apicale ale rădăcinilor au lungimea de 2–3 mm, cele caulinare de 1 mm, iar cambiul şi felogenul sunt alcătuite din câte un singur strat de celule.

În ceea ce priveşte durata perioadei de mereză, aceasta variază în funcţie de organ. Astfel, diviziunea meristemelor foliare, la plantele lemnoase, durează 2–3 săptămâni, celulele care dau naştere fructelor se divid timp de 10 zile (*Cerasus avium*), până la 56 de zile (*Pyrus comunis*), în timp ce meristemele apicale se divid pe tot parcursul perioadei de vegetaţie. Procesul de mereză este stimulat de citochinine,

cât şi de prezenţa factorilor externi (temperatură, lumină, apă, substanţe minerale etc.), în limite optime.

Procesul de mereză poate să aibă loc şi în celulele diferenţiate care revin la stadiul embrionar prin dediferenţiere. Acest proces are loc în cazul formării rădăcinilor adventive, în timpul înrădăcinării butaşilor şi al formării organelor aeriene (vezi diferenţierea celulelor).

Auxeza sau extensia celulelor reprezintă cea de a doua etapă a creşterii celulelor şi se desfăşoară în apropierea zonei de diviziune. Ca urmare a realizării acestui proces, dimensiunile celulelor cresc de la 10 până la 1000 de ori.

În condiţii normale extensia celulelor nu poate să aibă loc datorită faptului că pereţii celulari rezistă la presiuni de 10–100 MPa, în timp ce presiunea de turgescenţă are valori cuprinse între 0,3 şi 1,3 MPa (Cosgrove, 1997).

Extensia celulară se realizează pe două căi:

- Acumularea în celule a substanţelor osmotic active (glucide solubile, substanţe minerale, acizi organici etc.) determină absorbţia apei şi creşterea presiunii de turgescenţă. Aceasta are drept urmare reorientarea microfibrilelor celulozice din pereţii celulari şi alungirea moleculelor de extensină, în corelaţie cu sporirea suprafeţei pereţilor celulari şi a volumului acestora.

Creşterea volumului celulelor de 10–1 000 de ori nu se poate însă realiza pe această cale.

Cercetările efectuate de Key şi Ingle (1964) au precizat că pentru realizarea extensiei celulare este necesară sinteza cel puţin a unei fracţiuni de ARN, iar Evans şi Ray (1969) au constatat că după 20 de minute de la aplicarea tratamentelor cu auxină se intensifică ritmul de creştere a celulelor. Hayle (1973) a precizat că auxina a determinat scăderea pH-ului celular.

Analizând rezultatele cerecetărilor din acest domeniu Vanderhoef şi Stahl (1975) au ajuns la concluzia că pentru realizarea extensiei celulare este necesară modificarea expresiei genelor, cât şi acidifierea sucului celular.

Theologus şi Ray (1982) au stabilit că auxina determină modificarea rapidă a cantităţii de ARN, ceea ce presupune că hormonul a influenţat expresia genelor, ceea ce conduce la formarea unui ARNm corespunzător cu creşterea activităţii de transcripţie.

Mc Millan (1980) propune următoarea ipoteză pentru mecanismul extensiei celulare: ruperea legăturilor glicozidice dintre poli-

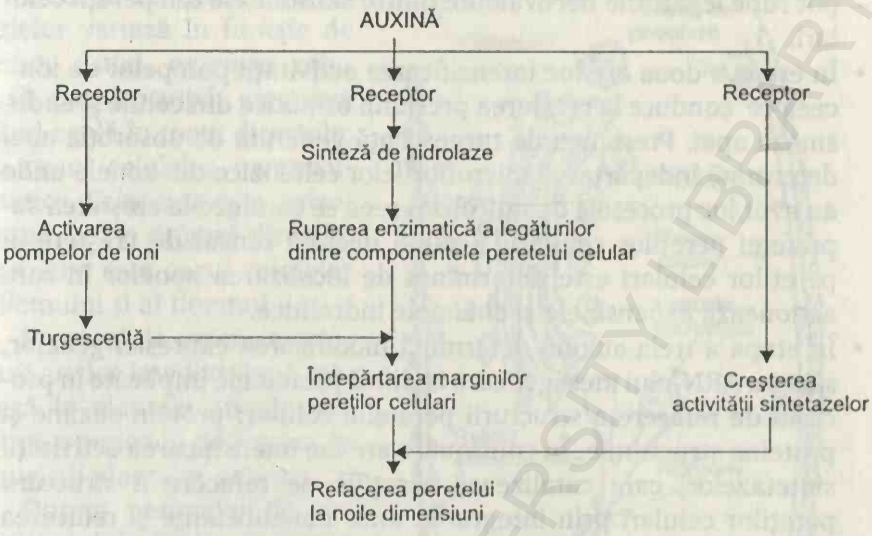


Fig. 10.1. Schema reglării procesului de extensie celulară

glucidele de structură din pereţii celulari, creşterea volumului celulelor şi refacerea legăturilor la un alt nivel.

În procesul de auxeză, auxina se fixează pe receptorii situaţi în plasmalemă şi în reticulul endoplasmatic, stimulând realizarea următoarelor procese *(Fig. 10.1.)*:

- În prima etapă auxina determină hiperpolarizarea plasmalemei stimulând activitatea pompei H^+ – ATP-ază (Blatt, 1993). Intensificarea activităţii pompelor de protoni din unele zone ale plasmalemei conduce la acidifierea apoplastului şi intensificarea activităţii enzimelor hidrolitice din aceste zone. Concomitent are loc transportul în apoplasta expansinelor, proteine cu greutatea moleculară de 25–27 kDa (McQueen-Mason, 1995). Aceste substanţe, care nu sunt considerate enzime, au determinat creşterea rapidă a pereţilor celulari din plantele de castraveţi, mazăre (epicotil), porumb (coleoptil), tomate (epicotil), ridichi (hipocotil), ceapă şi crin (frunze).

Expansinele acţionează în trei moduri:

– pot avea acţiune hidrolitică asupra polimerilor din pereţii celulari;
– pot rupe legăturile din mijlocul lanţului de polimeri, iar energia rezultată din acest proces poate fi folosită pentru refacerea legăturilor într-o poziţie nouă sau la un alt polimer;

– pot rupe legăturile necovalente dintre substanţele din pereţii celulari.

- În etapa a doua are loc intensificarea activităţii pompelor de ioni, ceea ce conduce la creşterea presiunii osmotice din celule şi endosmoza apei. Presiunea de turgescenţă generată de absorbţia apei determină îndepărtarea microfibrilelor celulozice din zonele unde au avut loc procesele de hidroliză, ceea ce conduce la creşterea suprafeţei pereţilor celulari. Rezultă deci că sensul de creştere al pereţilor celulari este determinat de localizarea zonelor în care acţionează expansinele şi enzimele hidrolitice.
- În etapa a treia auxina determină modificarea expresiei genelor, sinteza ARN-ului mesager care codifică proteinele implicate în procesul de refacere a structurii peretelui celular: protein-enzime şi proteine structurale. În continuare are loc intensificarea activităţii sintetazelor, care catalizează reacţiile de refacere a structurii pereţilor celulari prin integrarea unor noi substanţe şi refacerea legăturilor în zonele în care s-a produs extensia.

Refacerea structurii peretelui celular se realizează cu participarea reticulului endoplasmatic, a complexului Golgi şi a enzimelor legate de pereţii celulari. În reticulul endoplasmatic rugos se biosintetizează proteine, iar în reticulul endoplasmatic neted se formează lipide, care sunt transportate în complexul Golgi prin canale temporare sau în vezicule transportoare. În complexul Golgi se produce glicozilarea proteinelor cât şi biosinteza acizilor poligalacturonici (Boulter şi Porter, 1982). În timpul formării pereţilor celulari numărul dictiozomilor dintr-o celulă creşte până la 75 000 (Mazliak,1982). Substanţele formate în dictiozomi sunt transportate de veziculele golgiene până la nivelul plasmalemei pe care o străbate prin pinocitoză *(Fig. 10.2.)*. Deplasarea veziculelor golgiene este dirijată de microtubuli şi microfilamente (Stoecking şi Heber, 1976).

Biosinteza celulozei are loc la nivelul plasmalemei, alte substanţe complexe sunt sintetizate la nivelul pereţilor celulari, iar integrarea acestor substanţe în structurile existente este catalizată de enzime legate de aceşti pereţi. Enzimele care intervin în acest proces sunt biosintetizate în reticulul endoplasmatic rugos şi sunt transportate de veziculele transportoare. Aceste enzime, aşa cum este xilosidaza leagă moleculele de xiloglucani şi hemiceluloze de componentele peretelui celular.

Extensia celulară, realizată prin intercalarea unor noi molecule, printre cele existente, este denumită *intussuscepţiune.*

Direcţia de extensie a celulelor variază în funcţie de ţesut. Astfel, extensia celulară este izotropă, creşterea fiind egală în toate direcţiile, în cazul celulelor parenchimatice. Creşterea este anizotropă, într-o singură direcţie, aşa cum este cazul celulelor xilemului şi al floemului.

Procesul de extensie celulară are loc imediat după mereză la plantele anuale sau după o perioadă de repaus, la mugurii plantelor perene.

Durata perioadei de extensie celulară este mai mare comparativ cu cea de mereză şi se poate prelungi până la sfârşitul perioadei de vegetaţie, aşa cum este cazul la fructele sămânţoase.

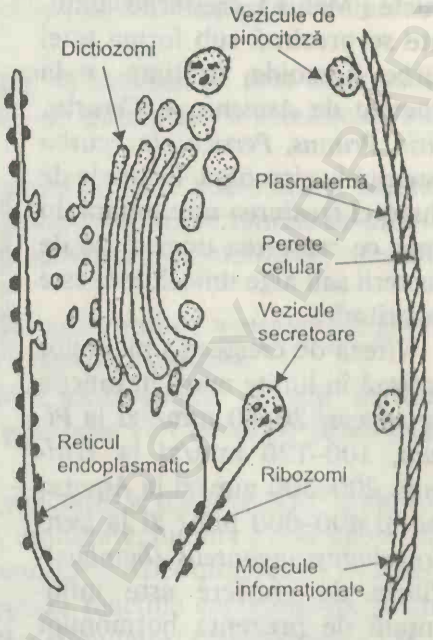


Fig. 10.2. Schema procesului de refacere a peretelui celular în timpul extensiei celulare

Pe parcursul perioadei de auxeză, vacuolele mici se unesc şi formează o vacuolă mare, care ocupă 70 până la 90 % din volumul celulei.

Creşterea masei celulelor se realizează în paralel cu extensia celulară, pe baza acumulării substanţelor biosintetizate, a apei, substanţelor minerale, substanţelor secundare etc. În *figura 10.3.* se prezintă dinamica creşterilor cumulate, la plantele de *Hordeum* şi acumularea substanţei uscate.

În ceea ce priveşte rolul celor două etape de creştere în sporirea dimensiunii ţesuturilor, se poate menţiona aportul redus al merezei faţă de auxeză, în care se realizează cele mai mari creşteri în dimensiuni.

Determinările efectuate în dinamică au evidenţiat, la cele mai multe specii, creşteri reduse în primele zile, corespunzător fazei de mereză. În etapa a doua au loc cele mai intense creşteri, corespunzătoare etapei de auxeză. În etapa finală, creşterea ţesuturilor diminuează ca intensitate. Creşterile cumulate se prezintă grafic sub forma unei curbe sigmoide. În cazul tulpinilor, frunzelor şi al unor

fructe (Malus), creşterile cumulate se prezintă sub forma unei curbe sigmoide, în timp ce la fructele de *Armeniaca, Cerasus, Vitis, Prunus, Persica* etc., curba este dublu sigmoidă. La hifele de ciuperci creşterea este liniară, în timp ce creşterea unei mase de bacterii sau alge unicelulare este logaritmică.

Viteza de creştere a plantelor variază în limite mari, în funcţie de specie: 20–40 mm/ zi la *Pisum*, 100–120 mm/zi la *Triticum*, 200–300 mm/zi la *Asparagus* şi 400–600 mm/ zi la *Dendrocalamus giganteus (bambus)*. Viteza de creştere este influenţată de prezenţa hormonilor stimulatori şi a condiţiilor favorabile de mediu.

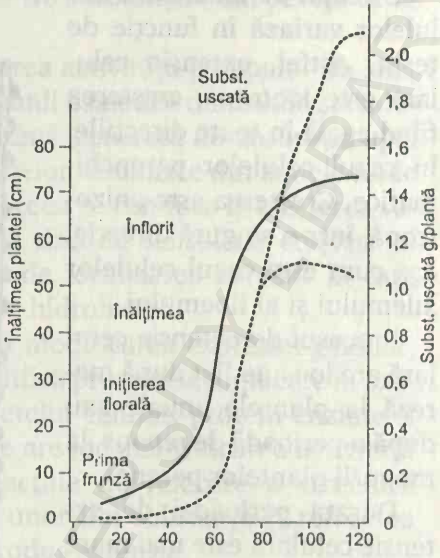


Fig. 10.3. Creşterea în înălţime şi acumularea substanţei uscate în plantele de orz (după Pope, 1932)

În ceea ce priveşte rolul hormonilor, în procesul de creştere al plantelor se poate menţiona următoarele: citochininele stimulează mereza, auxinele stimulează auxeza, giberelinele determină întreruperea repausului vegetativ al mugurilor şi seminţelor, modifică dominanţa apicală şi stimulează creşterea internodurilor. Acidul abscisic inhibă creşterea plantelor şi prelungeşte repausul mugural şi embrionar (Purohit,1987).

Un rol deosebit asupra ritmului de creştere îl au factorii de mediu: temperatură, lumină (intensitate, spectru şi durată), umiditatea solului, conţinutul în substanţe minerale etc.

10.2. Germinarea seminţelor

Germinarea seminţelor reprezintă procesul prin care acestea iniţiază un nou ciclu de dezvoltare ontogenetică, când sunt asigurate condiţii favorabile de mediu.

Din punct de vedere agronomic, se consideră că sămânţa a germinat când dă naştere la o nouă plantulă care se poate hrăni autotrof. Din punct de vedere fiziologic, se consideră că procesul de germinare

este încheiat când radicula a penetrat prin fisurile tegumentului în sol (Mazliak, 1982).

Principalii parametri fiziologici ai seminţelor prin intermediul cărora se poate aprecia procesul de germinare a seminţelor sunt următorii:

- *longevitatea*, care reprezintă durata de viaţă a seminţelor păstrate în condiţii normale. Acest parametru variază în funcţie de intensitatea metabolismului, structura seminţei şi cantitatea de substanţe de rezervă;
- *facultatea germinativă* reprezintă procentul de seminţe care germinează în condiţii optime pentru specia respectivă;
- *viabilitatea* reprezintă însuşirea embrionului de a-şi menţine reacţiile caracteristice pentru ţesuturile vii (testul cu săruri de tetrazoliu).

Ieşirea seminţelor din repaus vegetativ se realizează în condiţii favorabile de mediu (temperatură, umiditate, lumină) care determină activitatea genelor implicate în biosinteza ADN-ului, respectiv ARNm care codifică enzimele ce catalizează reacţiile caracteristice pentru acest proces: biosinteza hormonilor stimulatori şi ai enzimelor (Mazliak, 1982).

Germinarea se manifestă numai la seminţele mature, care au ieşit din starea de repaus. Seminţele cu embrionul imatur se remarcă prin dimensiunile mici ale acestuia şi înainte de germinare embrionul trebuie să crească şi să se dezvolte. Bewley şi Black (1982) menţionează că unele specii se caracterizează prin prezenţa unor embrioni morfologic imaturi ca: *Anemone coronaria, Fraxinus excelsior, Fraxinus nigra, Pinus sylvestris, Ranunculus biternatus* etc.

Maturarea seminţelor de *Fraxinus nigra* se poate realiza prin expunerea seminţelor timp de 18 săptămâni la temperatura de 20–30 °C, urmată de păstrarea timp de 2–4 luni la temperatura de 5–10 °C (Vanstone şi Le Croix, 1975).

Seminţele pomilor nu germinează înainte de a fi postmaturate. Acest proces se realizează prin expunerea seminţelor umectate şi stratificate la temperaturi coborâte. Prin acest tratament se modifică raportul dintre hormonii stimulatori şi inhibitori în favoarea primilor. Astfel, conţinutul în gibereline din seminţe creşte după 2–3 săptămâni de postmaturare, cel de citochinine după 4 săptămâni şi cel de auxine, după 7 săptămâni, concomitent cu diminuarea conţinutului în acid abscisic.

Tabelul 10.1. **Durata perioadei de menţinere a facultăţii germinative, a perioadei de postmaturare şi epoca de stratificare**

Specia	Durata de menţinere a facultăţii germinative	Durata de post-maturare	Epoca de stratificare
Armeniaca vulgaris	6 luni	5 luni	august
Castanea sativa	2–3 luni	5 luni	oct.- noiembrie
Cerasus avium	7 săpt.	6 luni	august
Juglans regia	6 luni	5 luni	oct.
Malus domestica	6 luni	8–10 săpt.	10–15 zile după recoltare
Persica vulgaris	6 luni	5 luni	oct.
Pyrus communis	6 luni	8–10 săpt.	10–15 zile după recoltare
Prunus domestica	6 săpt.	5 luni	august
Vitis vinifera	4 ani	3–4 luni	oct.–noiembrie

După Baldini (1986),durata perioadei de menţinere a facultăţii germinative şi a postmaturării seminţelor la temperatura de 4–5°C variază în funcţie de specia arborilor fructiferi, în limitele prezentate în *tabelul 10.1.*

Maturarea seminţelor de *Triticum* se realizează în momentul în care greutatea proaspătă scade, iar seminţele încep să se deshidrateze (Mitchell ş.a., 1980).

Permeabilitatea învelişului seminal variază mult în funcţie de specie. Învelişul permeabil este alcătuit din celule moarte, care au între ele spaţii mari pline cu aer. Învelişurile impermeabile sunt alcătuite la exterior din mucilagii (*Malus*) sau din celule strâns unite, fără spaţii între ele (*Lactuca*).

Stimularea germinării seminţelor cu învelişul impermeabil se poate realiza prin scarificare.

După semănat, condiţiile corespunzătoare de temperatură, lumină şi umiditate determină întreruperea repausului seminal.

Temperatura optimă pentru germinarea seminţelor variază între 25–28°C pentru plantele originare din zonele temperate şi 30–35°C pentru cele tropicale. După Noggle şi Fritz (1984), temperatura mi-

nimă, optimă şi maximă pentru germinarea seminţelor este următoarea:

Specia	Minim	Optim	Maxim °C
Triticum sativum	3–5	15–31	30–45
Hordeum sativum	3–5	19–27	30–40
Secale cereale	3–5	25–31	30–40
Zea mays	8–10	32–38	40–44
Oryza sativa	10–12	30–37	40–42
Cucumis melo	10–19	30–49	45–50

În cazul seminţelor de *Lactuca sativa*, germinarea are loc numai după expunerea acestora la lumină, câteva minute sau ore, în funcţie de specie. Prin aceasta fitocromul inactiv (P_{660}) se transformă în fitocrom activ (P_{730}), care stimulează trecerea de la starea de repaus vegetativ la cea de viaţă activă, adică la germinarea seminţelor.

Aceste seminţe au nevoie de un raport ridicat fitocromi activi/ fitocromi totali. Astfel, seminţele de *Lactuca* germinate au valoarea raportului P_{730}/ P_t mai mare de 0,4, în timp ce seminţele nefotoblastice au valoarea acestui raport mai mică de 0,02.

Pe parcursul procesului de germinare a seminţelor se pot deosebi 4 etape mai importante.

În prima etapă, care are loc la contactul direct dintre seminţe şi apa care alcătuieşte soluţia solului, se desfăşoară procesul de imbibiţie a seminţelor. Pe durata acestui proces, substanţele fenolice din tegument şi alţi inhibitori difuzează în soluţia solului, eliminându-se astfel unul din factorii ce induc repausul seminal. Apa din soluţia solului pătrunde prin tegument, în cazul în care este permeabil, sau prin hil sau micropil, în cazul seminţelor cu tegumentul impermeabil, determină imbibiţia coloizilor celulari. Seminţele de *Triticum*, bogate în glucide, absorb circa 47 g apă, iar cele de *Phaseolus* bogate în proteine absorb 200–400 g apă, pentru 100 g seminţe. În timpul imbibiţiei seminţelor hidrofilia citoplasmei creşte, iar lipofilia şi viscozitatea descresc. Ca urmare a desfăşurării acestui proces, radicalii liberi ai coloizilor celulari leagă dipolii apei şi îşi măresc volumul, generând presiunea de imbibiţie. Aceasta depăşeşte 1000 de bari, determinând ruperea tegumentului, ceea ce stimulează penetrarea apei şi a oxigenului în sămânţă.

În contact cu soluţia solului, seminţele uscate ale căror membrane plasmatice sunt deteriorate, pierd prin difuzie o parte din substanţele

solubile. Cantitatea de substanţe solubile care difuzează în soluţia solului este dependentă de ritmul de refacere a integrităţii membranelor plasmatice şi este corelată cu capacitatea de germinare a seminţelor. În practică se determină conductometric cantitatea de ioni ce difuzează în soluţia solului, care constituie un indicator al capacităţii de germinare a acestora.

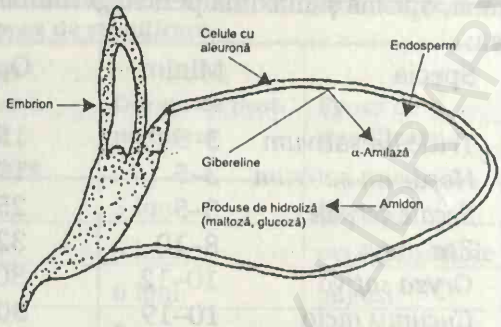


Fig. 10.4. Schema mobilizării substanţelor de rezervă din seminţele plantelor graminee

În etapa a doua care are loc după hidratarea celulelor se constată stimularea activităţii enzimelor existente şi a procesului de respiraţie.

Biosinteza giberelinelor are loc în scutelum, de unde migrează în celulele cu aleuronă (*Fig. 10.4*). În ribozomii de pe reticulul endoplasmatic rugos, din celulele cu aleuronă are loc sinteza "de novo" a α-amilazelor (Davies,1987). Aceste enzime sunt transportate în complexul Golgi, de unde prin intermediul veziculelor golgiene ajung la plasmalemă pe care o străbat prin pinocitoză. În continuare, amilazele sunt transportate pe cale apoplasmică până la endosperm, unde determină biodegradarea amidonului (Purohit, 1985).

Plantele tinere sunt dependente de auxina existentă în ţesuturi, în timp ce citochininele sunt puse în libertate din acizii nucleici, ca urmare a acţiunii ribonucleazelor (Sebaneck, 1992).

Trecerea embrionului de la faza de repaus la cea de vegetaţie este foarte rapidă. Astfel, în seminţele de *Pisum*, după 14 ore de imbibiţie are loc sinteza amilazelor, iar după 24 de ore se ajunge la viteza maximă de diviziune a celulelor. În această perioadă are loc şi refacerea structurii membranelor plasmatice, care s-a deteriorat în timpul repausului vegetativ.

După Burton (1982), intensitatea procesului de respiraţie a seminţelor creşte de 45,9 ori, prin sporirea conţinutului în apă de la 11,1 la 17,0 %.

Procesul de respiraţie a seminţelor creşte foarte rapid în primele ore de imbibiţie, creşterea este pusă pe seama activităţii enzimelor respiratorii (*Fig. 10.5.*). În faza următoare, după 10–25 ore de la im-

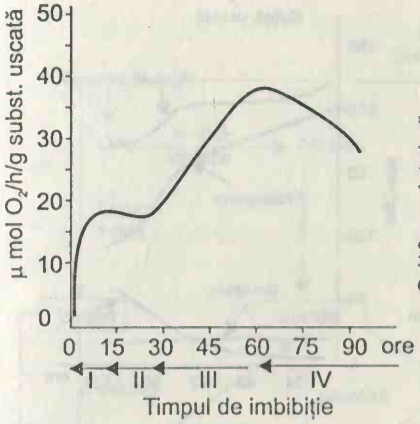


Fig. 10.5. Intensitatea respiraţiei seminţelor pe parcursul procesului de germinare (după Kollofel, 1976)

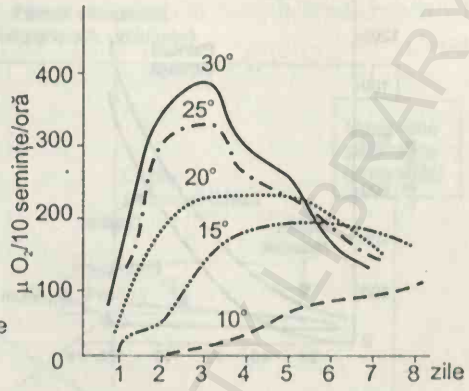


Fig. 10.6. Efectul temperaturii asupra respiraţiei seminţelor de *Pisum* (după Halverson, 1956)

bibiţie, se constată o diminuare a intensităţii procesului de respiraţie a seminţelor de *Pisum*. Câtul respirator este 3,0, indicând existenţa unui proces de respiraţie anaerobă, care este determinat de penetrarea lentă a oxigenului prin pericarp. În faza a treia, după 25–60 de ore de la imbibiţie, are loc o nouă intensificare a procesului de respiraţie, determinată de penetrarea oxigenului prin micile rupturi ale tegumentului, precum şi datorită biosintezei "de novo" a enzimelor implicate în biodegradarea substratului respirator. În ultima fază, după 60 de ore de la imbibiţia seminţelor, intensitatea procesului de respiraţie scade, datorită biodegradării celulelor din cotiledoanele din care substanţele de rezervă au fost consumate.

O dinamică similară a intensităţii procesului de respiraţie s-a constatat şi la seminţele de *Phaseolus lunatus, Lactuca sativa, Raphanus sativus, Arachis hypogeae, Zea mays, Glycine max* şi *Lathyrus odoratus* (Bewley şi Black, 1978).

În cazul seminţelor altor specii: *Avena fatua, Hordeum vulgare, Ricinus communis, Sinapis arvensis, Oryza sativa* etc. faza a doua de anaerobioză nu are loc.

Intensitatea procesului de respiraţie a seminţelor, pe durata procesului de germinare, este determinată de temperatură *(Fig. 10.6.)*.

Studiile de microscopie electronică au precizat că intensificarea procesului de respiraţie este însoţită în cazul seminţelor de *Oryza* de creşterea numărului de mitocondrii şi a numărului cristelor mitocon-

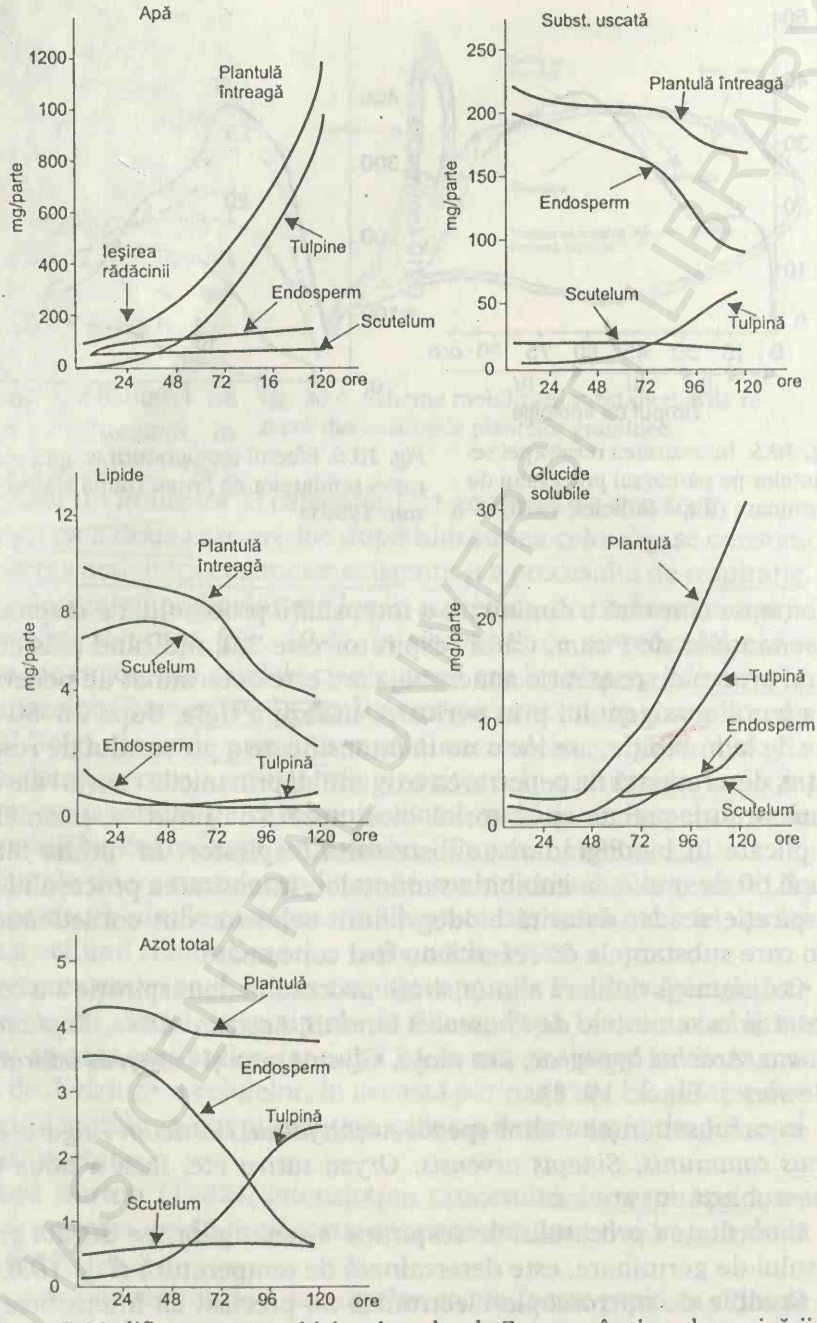


Fig. 10.7. Modificarea compoziţiei cariopselor de *Zea mays* în timpul germinării (după Ingle ş.a., 1964)

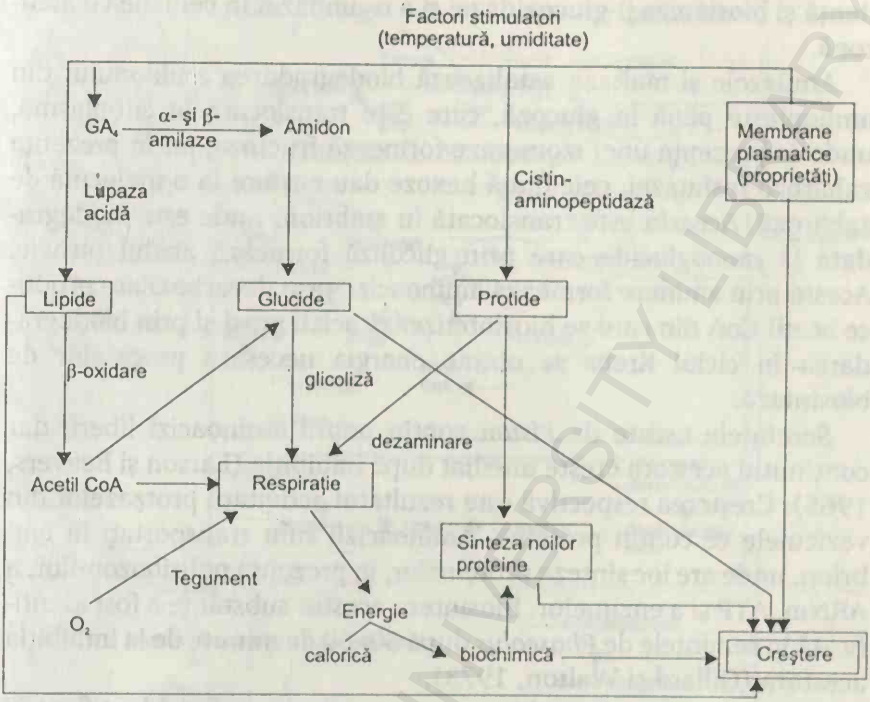


Fig. 10.8. Schema procesului de mobilizare a substanţelor de rezervă din seminţele în curs de germinare

driale (Yoo, 1970). În acelaşi timp, s-a constatat intensificarea activităţii enzimelor ciclului Krebs (Breidenbach ş.a., 1967).

În etapa a treia a procesului de germinare are loc mobilizarea substanţelor de rezervă din seminţe *(Fig. 10.7.)*. Acest proces este iniţiat imediat după imbibiţia seminţelor, iar cele mai mari modificări se observă după 72 de ore (Noggle şi Fritz, 1984).

Principalele modificări biochimice care au loc în timpul germinării seminţelor sunt prezentate în schema din *figura 10.8.*

Substanţele de rezervă: glucidele, lipidele şi protidele sunt biodegradate până la zaharoză, aminoacizi, acetil CoA, glicerol etc., care sunt translocate din endosperm sau cotiledoane spre embrion, unde sunt utilizate pentru biosinteza compuşilor implicaţi în procesul de creştere sau pentru producerea de energie biochimică în mitocondrii.

În scutelumul seminţelor de *Hordeum* a fost identificată prezenţa β-amilazei (Mory ş.a., 1972), iar după 22–24 ore a fost pusă în evi-

denţă şi biosinteza β-glucozidazei şi a α-amilazei în celulele cu aleuronă.

Amilazele şi maltaza catalizează biodegradarea amidonului din amiloplaste până la glucoză, care este translocată în citoplasmă, unde în prezenţa unei izomeraze formează fructoza, iar în prezenţa zaharozo fosfatazei, cele două hexoze dau naştere la o moleculă de zaharoză. Aceasta este translocată în embrion, unde este biodegradată la monoglucide care prin glicoliză formează acidul piruvic. Acesta prin aminare formează aminoacizi, prin decarboxilare produce acetil CoA din care se biosintetizează acizii graşi şi prin biodegradarea în ciclul Krebs se obţine energia necesară proceselor de biosinteză.

Seminţele uscate de *Pisum* conţin puţini aminoacizi liberi, dar conţinutul acestora creşte imediat după imbibiţie (Larson şi Beevers, 1965). Creşterea respectivă este rezultatul activităţii proteazelor din veziculele ce conţin proteine. Aminoacizii sunt transportaţi în embrion, unde are loc sinteza proteinelor, în prezenţa poliribozomilor, a ARNm, ATP şi a enzimelor. Biosinteza acestor substanţe a fost identificată în seminţele de *Phaseolus* după 30–60 de minute de la imbibiţia acestora (Gillard şi Walton, 1973).

ARNm necesar pentru biosinteza proteinelor a fost identificat în seminţele uscate de *Triticum* (Weeks şi Marcus, 1971), probabil, asociat cu proteinele, iar în primele minute după imbibiţie se evidenţiază creşterea cantitativă a ARNm în embrion, urmare a biosintezei "de novo". Concomitent s-a constatat şi creşterea numărului de poliribozomi. O situaţie similară s-a observat şi în cazul seminţelor de *Gossypium* (Hammett şi Katterman, 1975). Bewley şi Black (1982) apreciază că în primele etape ale germinării seminţelor nu este necesară biosinteza "de novo" a ARNm pentru sinteza proteinelor.

În seminţele de *Triticum* în curs de germinare a fost pus în evidenţă procesul de biosinteză a ADN-polimerazei şi a ARN-polimerazei (Mazus şi Buchowicz,1972), implicate în biosinteza acizilor nucleici, iar în seminţele de *Phaseolus* a fost pusă în evidenţă activitatea aminoacil-ARNt-sintetazei, implicată în biosinteza proteinelor (Anderson şi Fowden, 1969).

Principala substanţă de rezervă din seminţele plantelor oleaginoase o constituie lipidele, reprezentate prin trigliceride. Acestea se găsesc depozitate în sferozomi (oleozomi), cromoplaste sau sub formă de picături în citoplasmă.

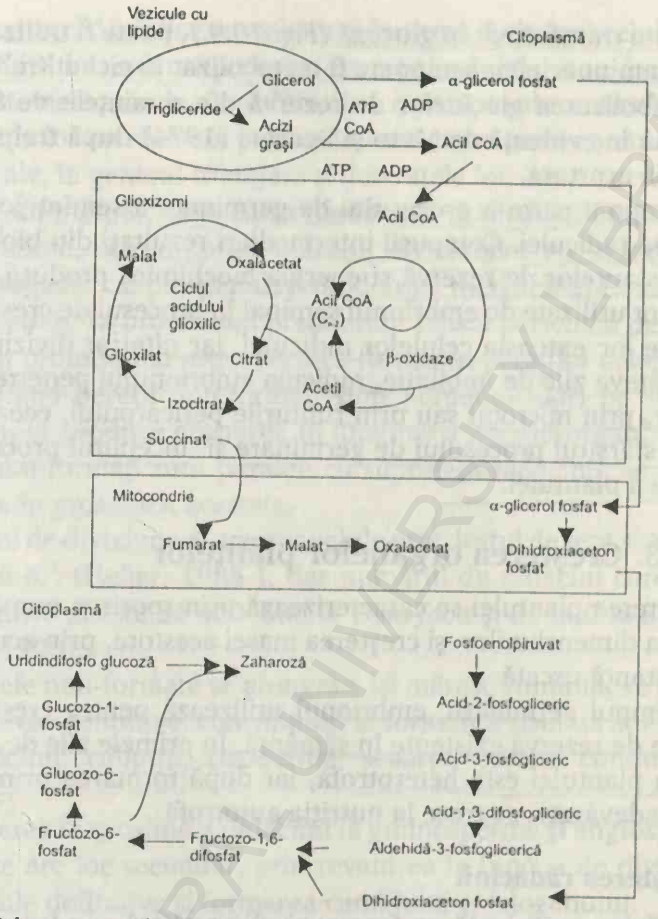


Fig. 10.9. Schema reacţiilor de biosinteză a glucidelor din seminţele în curs de germinare

Biodegradarea lipidelor de rezervă din seminţele de *Ricinus* a fost studiată de Cavin şi Beevers (1961), iar cea a lipidelor din seminţele de *Helianthus annuus* de Brodbeer şi Stumpf (1959).

Lipidele din sferozomi sunt biodegradate în prezenţa lipazelor până la glicerol şi acizi graşi care sunt translocaţi în glioxizomi, unde sunt catabolizaţi prin procesul de β-oxidare, până la acetil CoA. Aceasta poate fi biodegradată în ciclul Krebs sau poate fi metabolizată în ciclul acidului glioxilic, care se desfăşoară în glioxizomi. Compusul final al acestui proces este succinatul, care poate fi metabolizat în mitocondrii până la oxalat. Acesta este translocat în citoplasmă, unde este transformat în piruvat, care printr-un proces de glicoliză in-

versă este transformat în glucoză *(Fig. 10.9.)*, poate fi utilizat în biosinteza aminoacizilor sau poate fi metabolizat în ciclul Krebs.

Metabolizarea glucidelor de rezervă din seminţele de *Ricinus* a fost pusă în evidenţă de Muto şi Beevers (1974) după trei zile de la imbibiţia acestora.

În etapa a patra a procesului de germinare a seminţelor are loc creşterea radiculei. Compuşii intermediari rezultaţi din biodegradarea substanţelor de rezervă şi energia biochimică produsă în respiraţie sunt utilizate de embrionul seminal în procesul de creştere. Mai întâi are loc extensia celulelor radiculei, iar ulterior diviziunea lor. După câteva zile de imbibiţie, radicula embrionului penetrează spre exterior, prin micropil sau prin rupturile pericarpului, ceea ce marchează sfârşitul procesului de germinare şi începutul procesului de creştere a plantulei.

10.3. Creşterea organelor plantelor

Creşterea plantulei se caracterizează prin sporirea numărului de celule, a dimensiunilor şi creşterea masei acestora, prin acumularea de substanţă uscată.

În timpul germinării, embrionul utilizează pentru creştere substanţele de rezervă existente în sămânţă. În primele zile de la răsărit nutriţia plantulei este heterotrofă, iar după formarea primelor trei frunze adevărate, se trece la nutriţia autotrofă.

Creşterea rădăcinii

Rădăcina principală se formează din radicula embrionului, iar rădăcinile secundare — din periciclu. Rădăcinile adventive se formează din tulpină sau din frunze. Primordiile rădăcinilor adventive se formează din periciclul tulpinii (*Zea*), parenchimul razelor medulare *(Tropeolus)*, parenchimul razelor floemului (*Hedera*), floemul secundar nediferenţiat şi cambiul interfascicular *(Rosa)*, cambiul interfascicular şi periciclu (*Begonia*), ţesutul de pe exteriorul frunzelor şi al peţiolilor *(Begonia)*. Prin dediferenţierea ţesuturilor din aceste zone se revine la stadiul meristematic, iar prin diviziunea celulelor se formează un con de creştere care penetrează până la suprafaţa tulpinii sau a frunzelor.

Formarea perişorilor absorbanţi la specia *Arabidopsis* este stimulată sau inhibată prin modificarea expresiei genelor *Transparent testa glabra* (ttg) şi *glabra* 2 (gl 2).

Creşterea rădăcinilor se realizează în urma diviziunii celulelor meristemului situat sub caliptră şi a extensiei celulelor nou-formate.

Meristemele apicale ale rădăcinii au o poziţie subterminală şi au în compoziţia lor meristemul primordial sau embrionar, compus din celule iniţiale, în general trietajate şi derivatele lor. Acest meristem generează diferenţiat, la monocotiledonate şi dicotiledonate, meristeme primare, care datorită sensului diviziunilor au aspectul unor foiţe histogene: caliptrogenul, protoderma, meristemul fundamental şi procambiul. În procambiu predomină sensul periclinal de diviziune, iar în protodermă este specifică formarea pereţilor celulari anticlinali. Când pereţii nou-formaţi sunt perpendiculari pe suprafaţa rădăcinii, se produce creşterea în lungime a acestui organ, iar când pereţii nou-formaţi sunt paraleli cu suprafaţa rădăcinii, se produce creşterea în grosime a acesteia.

Ritmul de diviziune al acestor celule este destul de lent şi anume 1 diviziune h^{-1} (Heller, 1985), dar numărul de rădăcini care se formează într-o zi este de 400–600 la *Vicia faba* şi 21 000 la *Zea mays* (Lynch, 1990).

Celulele nou-formate se alungesc, îşi măresc volumul, se specializează, devin definitive, contribuind la formarea structurilor primare ale rădăcinii: caliptra, rizoderma, scoarţa, ţesutul conducător şi măduva.

Creşterea în grosime a rădăcinii la gimnosperme şi angiospermele lemnoase are loc secundar, prin revenirea la funcţia de diviziune a unor celule definitive şi formarea cambiului şi felogenului.

Cambiul se formează în rădăcină, din periciclu, la exteriorul fasciculului conducător lemnos şi din parenchimul perimedular de pe faţa internă a fasciculelor liberiene.

Celulele rezultate din diviziunea periclinală a cambiului formează spre exterior ţesut liberian, cu alcătuire complexă (vase liberiene, celule anexe, parenchim liberian, fibre liberiene), iar spre interior, din celulele rezultate în număr mai mare se diferenţiază ţesut lemnos, reprezentat prin vase lemnoase, parenchim lemnos şi fibre lemnoase.

Cambiul capătă o formă cilindrică din cauza activităţii inegale de pe cele două feţe şi funcţionează sub această formă, la plantele lemnoase dicotiledonate, toată viaţa.

În dreptul fasciculului lemnos primar, din celulele produse de cambiu rezultă parenchimul de dilatare şi cel al razelor principale.

Pentru creşterea rădăcinii sunt utilizate aproximativ 30–60 % din produsele fotosintetizate, din care 16–76 % sunt folosite în procesul de respiraţie (Lynch şi Whypps, 1990).

Creşterea rădăcinii se realizează cu viteză mai mare primăvara şi toamna, iar vara ritmul de creştere este mai lent, din cauza deficitului de apă din sol. Primăvara, creşterea începe mai devreme decât creşterea lăstarilor, iar toamna continuă în profunzimea solului şi după ce acesta a îngheţat la suprafaţă. Temperatura optimă pentru creşterea rădăcinii este de 30 °C pentru bumbac, 25 °C pentru grâu şi 15–20 °C pentru cartof.

Hartman şi Loreti (1965) au constatat că formarea rădăcinilor adventive la butaşii de *Olea europaea* este mai rapidă iarna, iar Nanda şi Jain (1971) au atribuit acest proces modificărilor care au loc în sinteza substanţelor nutritive şi hormonale.

Purohit (1985), sintetizând rezultatele cercetărilor efectuate la diferite specii, evidenţiază că înrădăcinarea este dependentă de producerea de auxină, de activitatea cambiului şi de nutriţie. Chibbar ş.a. (1980) au sugerat că auxina induce formarea unor izoenzime, respectiv izoenzimele peroxidazelor care sunt asociate cu înrădăcinarea, dar concentraţiile mari de auxine inhibă creşterea rădăcinilor.

Nanda ş.a. (1974) au constatat că inhibarea biosintezei acizilor nucleici şi a proteinelor reduce înrădăcinarea, iar Bhattcharya ş.a. (1974) apreciază că auxina acţionează la nivelul transcripţiei şi al nutriţiei cu carbon, reglând sinteza proteinelor necesare pentru diferenţierea celulelor.

După Gaspar (1977), rizogeneza este consecinţa reducerii concentraţiei de auxine din celulele rădăcinii, ca urmare a acţiunii peroxidazelor. Un rol important îl au şi poliaminele care furnizează compuşi intermediari, printre care şi peroxidul de hidrogen, care stimulează activitatea auxinoxidazei. Determinările efectuate au evidenţiat intensificarea activităţii acestor enzime în timpul procesului de rizogeneză.

Creşterea tulpinii

Tulpina se formează din tulpiniţa embrionului, iar ramurile iau naştere din mugurii laterali. În cazul în care mugurii principali şi cei dorminzi sunt distruşi, se pot forma noi ramuri din cambiu care prin diviziune dă naştere unui con de creştere.

În funcţie de partea axei embrionare care prezintă cea mai intensă alungire, se poate deosebi creşterea hipogee şi epigee *(Fig. 10.10)*.

Creşterea *hipogee* se caracterizează prin prezenţa unei axe hipocotile mici şi a unei axe epicotile cu dimensiuni mari. În acest caz cotiledoanele rămân acoperite în sol. Dintre plantele cu creştere hipogee se menţionează: *Triticum aestivum, Zea mays, Hordeum vulgare, Tradescantia* spp., *Pisum sativum, Vicia faba, Phaseolus multiflorus* etc.

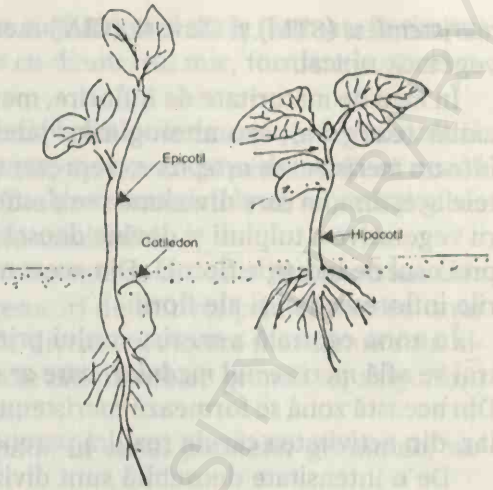


Fig. 10.10. Creşterea epigee şi hipogee a plantelor

Plantele cu creştere *epigee* au o axă hipocotilă mare şi o axă epicotilă cu dimensiuni mici, iar cotiledoanele sunt ridicate la suprafaţa solului. Dintre plantele cu creştere epigee se pot menţiona *Ricinus communis, Allium cepa, Phaseolus vulgaris, Cucumis sativus, Cucurbita pepo, Sinapis alba, Lactuca sativa* etc. (Bewley şi Black, 1982).

Creşterea tulpinii se realizează în lungime şi în grosime. Creşterea în lungime are loc cu participarea meristemelor apicale şi a celor intercalare, iar cea în grosime, cu participarea meristemelor secundare: cambiu şi felogen.

La speciile lemnoase ţesuturile meristematice se găsesc situate în mugurii vegetativi apicali. Aceste meristeme sunt protejate de frunze tinere, care sunt acoperite de catafile, ce le asigură impermeabilizarea.

Spre deosebire de apexul radicular, apexul tulpinii are o structură mai complexă, determinată de dezvoltarea mai accentuată a meristemului primordial. Acesta, în funcţie de activitatea sa morfogenetică, prezintă o zonă terminală numită *meristem central*, prin diviziunile căruia se realizează creşterea în lungime a tulpinii sau a ramurilor. Activitatea acestui meristem poate fi determinată în cazul plantelor anuale sau nedeterminată, care asigură creşterea continuă, la unele specii de plante, aşa cum sunt lianele. Celulele nediferenţiate ale meristemului central pot da naştere la orice tip de celule, în funcţie de moleculele informaţionale pe care le recepţionează. Genele *Shoot*

meristemless (STM) şi *Clavata* (CLV) menţin identitatea meristemului vegetativ apical.

În faza de maturitate de înflorire, meristemul central al mugurelui axilar (ex. grâu), sau al mugurilor laterali (ex. soia), se transformă într-un *meristem de aşteptare*, reprezentat de celule iniţiale şi derivatele acestora, în care diviziunea se desfăşoară lent în perioada creşterii vegetative a tulpinii şi devine deosebit de intensă, după ce are loc procesul de inducţie florală. Din acest meristem, se formează ţesuturile inflorescenţei şi ale florii.

În zona centrală a meristemului primordial, sub meristemul central se află *meristemul medular*, care are un ritm mediu de diviziune. Din această zonă se formează meristemul primar fundamental medular, din activitatea căruia rezultă parenchimul medular tulpinal.

De o intensitate deosebită sunt diviziunile în zona *meristematică laterală*, care înconjoară zona axială, denumită *"inel iniţial"* şi care produce primordiile foliare, la subsuoara cărora se diferenţiază primordiile ramificaţiilor laterale ale tulpinii.

Celulele formate din meristemele primare, prin alungire şi creştere în volum, se transformă treptat în ţesuturile definitive ale structurii primare tulpinale.

După Luckvill (1974), un apex cu 6 noduri de la un pom fructifer creşte în 100 de zile, astfel încât formează 20 de noduri. Creşterea în lungime a tulpinii este stimulată de tratamentele cu gibereline (Purohit, 1985).

Creşterea în grosime a tulpinii la gimnosperme şi angiospermele dicotiledonate are loc secundar, prin revenirea la funcţia de diviziune a unor celule definitive totipotente, care formează cambiul şi felogenul.

În tulpina plantelor dicotiledonate, cambiul se formează din procambiul restant între lemnul şi liberul primar al fasciculelor conducătoare şi prin recăpătarea funcţiilor de diviziune a parenchimului razelor medulare, cambiul având de la început o formă cilindrică.

Felogenul apare întotdeauna în ţesuturile primare sau secundare situate la exteriorul cambiului. Funcţionează o singură perioadă de vegetaţie şi produce pe faţa exterioară celule din care rezultă suberul secundar, iar din cele de pe faţa interioară se formează feloderma.

Creşterea în grosime a tulpinii, la plantele lemnoase, începe după 3–18 zile de la deschiderea mugurilor şi durează 2–4 luni, în funcţie de specie şi de condiţiile climatice. În timpul iernii creşterea încetează, astfel încât în tulpinile secţionate se observă inele anuale,

alcătuite din vase conducătoare cu diametrul mare, formate în timpul perioadei de vegetaţie şi altele cu diametrul mic, formate în anotimpul nefavorabil.

Creşterea în grosime a tulpinii plantelor lemnoase este mai redusă în primii ani de viaţă, apoi creşte, pentru ca la senescenţă să scadă treptat. Acest proces este stimulat de tratamentele cu auxină şi gibereline, care activează diviziunea cambiului.

Meristemele intercalare sunt meristeme restante ale meristemelor primare sau pot proveni din ţesuturi definitive, prin revenirea unor celule ale acestora la funcţia de diviziune. Aceste meristeme sunt situate la baza nodurilor tulpinale ale plantelor graminee, asigurând creşterea în lungime a acestora.

Perioada de creştere a tulpinii, în cazul plantelor graminee, variază între 1 şi 3 luni.

Creşterea frunzelor

Formarea frunzelor este determinată de expresia genelor specifice: KNOTED, în cazul speciei *Zea mays* şi SHOOT MERISTEMLESS, în cazul speciei Arabidopsis (Poethy, 1997).

Frunzele plantelor dicotiledonate se formează din meristemul lateral (inelul iniţial), al mugurilor apicali, în timp ce la porumb se formează direct din celulele meristemului intercalar. Primordiul foliar este alcătuit din 10 celule la *Arabidopsis* şi din 50–100 de celule la *Zea mays* şi la *Nicotiana tabacum*. Primordiul de mazăre poate regenera părţile care i se secţionează, când are lungimea mai mică de 30 mm. Când lungimea este mai mare, procesul de regenerare nu mai are loc (Poethy, 1997). Iniţierea formării primordiilor foliare se presupune că se datoreşte formării de celule în care microfibrilele celulozice sunt dispuse radiar sau diviziunii spontane a celulelor din stratul extern al meristemului.

În inelul iniţial se formează zone meristematic active, care se deplasează şi determină modul de amplasare al frunzelor pe tulpină: opus, altern, cu un verticil, cu două verticile etc.

Frunzele se pot forma şi în absenţa meristemului apical, în cazul culturilor de celule. Aceasta a condus la ideea că frunzele se pot autoorganiza spontan într-un meristem şi combinaţiile de auxine şi citochinine pot iniţia formarea frunzelor.

Durata dintre iniţierea a două primordii foliare succesive este caracteristică pentru o specie şi este denumită *plastocron*. Deter-

minările efectuate de Fulford (1966), la specia *Malus domestica*, soiul *Cox Orange Pippin*, au precizat că media intervalului de timp dintre două inițieri succesive de primordii foliare este de 7 zile. La mazăre, Guyader (1987) a constatat că se formează 21 primordii foliare în decurs de 24 ore. În cazul semințelor de cereale, primordiile foliare se formează în timpul germinării (Stern și Kirby, 1979), iar la cartof, colții cu lungimea de 2 cm au 26 de primordii foliare (Milthrope, 1963).

Formarea meristemelor foliare încetează timpuriu și doar în cazul rizomilor, inelul inițial rămâne funcțional 4–5 luni.

Filotaxia reprezintă modul de dispunere a frunzelor pe tulpină: opus, altern, verticilat etc. care este determinat de deplasarea zonelor meristematic active din inelul inițial (Guyader, 1987). Filotaxia se exprimă sub forma unei fracții ordinare (ex. 3/8), în care numărătorul indică de câte ori trebuie înconjurată tulpina pentru a ajunge la prima frunză de pe același rând, iar numitorul indică câte frunze se întâlnesc pe acest parcurs.

Diviziunea celulelor din meristemele foliare continuă în cazul celor mai multe specii de plante dicotiledonate până la derularea frunzelor, dar la spanac continuă până când realizează 30–50 % din mărimea finală. În cazul plantelor monocotiledonate, creșterea este continuă (Saurer și Passingham, 1970).

Creșterea frunzelor în dimensiuni se datorește activității meristemelor situate la baza limbului foliar, la graminee și în lungul marginilor frunzei (meristemul marginal) la dicotiledonate. În afara meristemului marginal, frunzele plantelor au și un meristem submarginal, abaxal, adaxal și intercalar, prin funcționarea cărora se formează forme de frunze atât de variate sau care determină gofrarea acestora.

Dinamica cumulată a creșterii frunzelor are forma unei curbe sigmoide și ca urmare ritmul acestui proces scade ca intensitate, după derularea lor. Dimensiunea frunzelor este dependentă de poziția acestora pe plantă. Astfel, cele mai mici dimensiuni s-au determinat la frunzele apicale și la cele bazale. Cele mai mari dimensiuni s-au determinat la frunzele cu o poziție intermediară. Astfel, în cazul sfeclei, cele mai mari dimensiuni s-au constatat la frunzele a 10-a – a 15-a, a căror dimensiuni au variat între 350 și 400 cm^2.

Pețiolul frunzelor are o creștere de tip caulinar, iar formarea stomatelor, a canalelor și pungilor secretoare are loc din celule izolate, definitive ale epidermei și ale parenchimului foliar.

Creşterea frunzelor este influenţată atât de factorii interni dintre care o importanţă deosebită o au hormonii, cât şi de factorii externi, dintre care se poate evidenţia temperatura. Creşterea frunzelor de la plantele dicotiledonate este influenţată de temperatura aerului, în timp ce la plantele monocotiledonate, în prima perioadă a creşterii are un efect deosebit temperatura solului, iar în etapa a doua, temperatura aerului.

Numărul de frunze, suprafaţa acestora şi poziţia lor pe plantă influenţează *indicele suprafeţei foliare*. La o plantă ipotetică cu frunzele orizontale, valoarea acestui indice este egală cu 1. Un indice al suprafeţei foliare de 3 asigură recepţia a 90–95 % din radiaţiile solare (Hay şi Walker, 1992).

Stomatele se formează în urma diviziunii inegale şi polarizate a celulelor din meristemul lateral sau din cel intercalar (Larkin, 1997). Iniţierea lor are loc la baza frunzelor de la plantele monocotiledonate şi în zona apicală a frunzelor, la cele dicotiledonate.

Creşterea florilor

Meristemul de aşteptare din mugurii vegetativi care au fost supuşi la procesul de inducţie florală formează în timpul evocării florale primordiile organitelor florale. Acest proces este coordonat genetic. Astfel, în cazul speciei *Arabidopsis*, genele *Apetala 1* şi *Apetala 2* sunt necesare pentru formarea primordiilor petalelor şi a sepalelor, *Apetala 3 şi Pistilata* sunt necesare pentru formarea primordiilor petalelor şi a staminelor, iar gena *Agamous* este necesară pentru formarea primordiilor staminelor şi a carpelelor (Clarke, 1992). Într-o etapă finală are loc expresia genelor cu acţiune tardivă care controlează formarea ovulelor: BELL şi SUPERMAN. În urma diferenţierii primordiilor organitelor florale iau naştere mugurii florali.

Simetria florilor este determinată de distribuţia substanţelor hormonale de creştere (Sebaneck, 1992). Astfel, tipul actinomorf se caracterizează prin distribuţia egală a substanţelor hormonale de creştere în primordiile florale, în timp ce la florile de tip zigomorf distribuţia acestor substanţe este asimetrică, determinând mai multe reduceri în alcătuirea florii.

Formarea florilor în inflorescenţe are loc fie în sens acropetal determinând tipul racemos de inflorescenţă, fie bazipetal, determinând formarea tipului cimos.

Mugurii florali se formează în luna mai la *Vitis*, în luna iunie şi iulie la arborii fructiferi şi *Tulipa* şi la sfârşitul verii la *Forsythia*. Mugurii florali ai celor mai multe specii menţionate au diferenţiate organele florale la începutul lunii septembrie, după care intră într-o perioadă de repaus vegetativ.

Unele soiuri de *Malus* au un repaus vegetativ puţin profund, ceea ce favorizează continuarea procesului de diferenţiere a organelor florale, în timpul iernii, în zonele cu climat mai cald.

La sfârşitul lunii decembrie şi începutul lunii ianuarie, mugurii florali ai pomilor fructiferi intră în vegetaţie prin activarea procesului de diviziune celulară (Faust, 1989), iar definitivarea structurii florilor se realizează în luna februarie, când se formează grăuncioarele de polen.

Dezmuguritul, respectiv înflorirea, necesită acumularea unei anumite sume a temperaturilor active. Temperatura activă este de 6 °C pentru cais, 8 °C pentru măr şi păr, 10 °C pentru viţa de vie şi 15 °C pentru speciile originare din zonele calde.

Înflorirea este condiţionată de realizarea unui număr de ore cu temperaturi de creştere, număr ce variază în funcţie de specie şi de soi. Temperatura minimă de creştere este considerată a fi pentru pomii fructiferi 4,5 °C, care corespunde cu 0 ore, temperatura de 5,5 °C corespunde cu 1 oră, iar cea de 20,5 °C cu 16 ore. Suma orelor de creştere necesare pentru iniţierea înfloririi este de 5 044 ore pentru perele din soiul *Williams* şi 6 172 pentru merele din soiul *Red Delicious*.

Diferenţele dintre nivelul şi suma temperaturilor active necesare pentru înflorirea diferitelor specii determină eşalonarea înfloririi în timp. Astfel, mugurii de *Forsythia* şi *Tulipa* se deschid şi plantele înfloresc primăvara timpuriu. Dintre speciile pomicole, alunul, caisul şi cireşul înfloresc mai timpuriu.

Creşterea fructelor

Acest proces are la bază diviziunea celulelor ovarului (fructe adevărate) sau a altor organe florale şi creşterea în dimensiuni, pe baza extensiei celulare.

Fructele formate numai cu participarea ovarului sunt reprezentate de: păstaie la *Phaseolus*, silicvă la *Brassica*, capsulă la *Papaver*, drupă la *Prunus*, bacă la *Lycopersicon*, cariopsă la graminee.

Fructele pot rezulta şi din diviziunea şi extensia celulelor următoarelor organe florale:

- receptaculul împreună cu ovarul formează fructul: poamă la *Malus, Pirus, Cydonia* etc., bacă la *Ribes* şi achenă la *Helianthus;*
- învelişul floral participă la formarea fructelor compuse: soroza la *Morus* şi glomerulul la *Beta vulgaris.*

Creşterea fructelor se realizează în două faze. În prima fază are loc diviziunea celulelor care durează: 10 zile la *Cerasus avium,* 21 zile la *Malus* şi *Persica,* 25 zile la *Rubus idaeus,* 28 zile la *Prunus,* 35 zile la *Ribes nigrum,* 42–56 zile la *Pyrus* şi 45 zile la *Vitis.*

Cea de a doua fază , extensia celulară, începe înainte de sfârşitul diviziunii celulare şi se prelungeşte până la recoltarea fructelor. În această fază creşterea este stimulată de auxinele biosintetizate în seminţe.

Creşterea fructelor poate să aibă loc simetric, în toate direcţiile, aşa cum este cazul la *Lycopersicon esculentum* sau asimetric, cum este cazul la *Pisum, Pyrus* etc.

Unele specii produc fructe fără ca ovulele să fie fecundate (fructe partenocarpice), aşa cum este cazul unor soiuri apirene de *Vitis, Citrus sinensis, Musa acumunata* etc. Aceste fructe au un conţinut ridicat de auxine în primordii.

Prin îndepărtarea staminelor şi aplicarea de tratamente cu auxine, s-au obţinut fructe partenocarpice la *Cucumis sativus, Lycopersicon esculentum, Cucurbita pepo* şi *Citrullus vulgaris.*

La alte specii ca: *Vitis vinifera, Pyrus communis* etc. s-au obţinut fructe partenocarpice prin aplicarea de tratamente cu gibereline.

Creşterea seminţelor

Acest proces prezintă particularităţi în funcţie de specie. În cazul speciei *Zea mays,* endospermul precede dezvoltarea embrionului. Primele diviziuni ale zigotului accesoriu nu sunt însoţite de formarea pereţilor celulari, endospermul fiind reprezentat de o masă citoplasmatică, în care se află mai multe nuclee. În această fază endospermul este lichid şi conţine aminoacizi, vitamine, hormoni, acizi nucleici (Scott, 1984). Formarea pereţilor celulari are loc după 4–10 zile de la fecundare, iar formarea embrionului, după 15–18 zile. Dimensiunile normale ale embrionului se realizează după 45 zile de la fecundare, iar embrionul prezintă două meristeme: unul apical şi

unul radicular. Spre deosebire de animale, organele plantei se formează doar după ce a avut loc germinarea seminţei.

Embrionul seminţelor conţine aproximativ 15 000 tipuri diferite de ARNm (Fosket, 1994). Expresia genelor are loc etapizat pe parcursul procesului de formare a seminţelor, în etapa timpurie de formare, la mijlocul acesteia sau la maturitate. Dintre acestea un număr de 9 gene sunt implicate în depozitarea proteinelor de rezervă.

Conţinutul maxim de glucide solubile din cariopsele de grâu se realizează după 20 zile de la fecundare, iar conţinutul maxim de apă şi ARN, după 35 zile.

Proteinele de depozitare sunt reprezentate în cazul seminţelor de soia de globulina glicinină. Expresia genelor care codifică ARNm implicat în sinteza acestor proteine se manifestă la începutul fazei de maturare, iar acumularea acestor substanţe scade ca intensitate la intrarea în repausul vegetativ seminal.

În cazul porumbului predomină prolamina zeină, care se sintetizează în perioada cuprinsă între 10 şi 50 de zile de la polenizare, cu un maximum după 35 zile. Această proteină este săracă în 2 aminoacizi esenţiali: lizină şi triptofan. În formele opaque există gene care controlează transcripţia genelor zeinei. Astfel, genele opaque 2 şi flowery 2 reduc concentraţia de zeină din cariopsele de porumb, favorizând biosinteza unor proteine bogate în lizină şi triptofan.

Substanţa uscată totală, glucidele totale, proteinele şi lipidele prezintă o acumulare permanentă pe parcursul perioadei de creştere a seminţelor.

Creşterea seminţelor se realizează, după Mazliak (1982), în trei etape.

Etapa 1 include perioada de mereză şi auxeză, când în celule se acumulează apă şi substanţe minerale. Seminţele realizează cele mai mari creşteri în dimensiuni, volum şi masă, dar nu au încă capacitatea de a germina.

Etapa a 2-a se caracterizează prin creşteri reduse ale masei seminţelor. Glucidele din citoplasmă sunt utilizate la biosinteza amidonului, presiunea osmotică a celulelor din seminţe scade, absorbţia apei se reduce brusc, iar capacitatea de germinare a seminţelor creşte.

În etapa a 3-a, masa seminţelor scade ca urmare a diminuării bruşte a conţinutului în apă şi a blocării procesului de translocare şi depozitare a substanţelor solubile. Ritmul de deshidratare a seminţelor se reduce pe măsură ce conţinutul în apă se apropie de

12–14 %. Intensitatea proceselor fiziologice scade pe măsura intrării seminţelor în repaus vegetativ.

Pe suprafaţa seminţelor de *Gossypium* se formează peri unicelulari cu lungimea de 20–40 mm care derivă din celulele învelişului exterior al ovarului.

Creşterea organelor de rezervă

Creşterea organelor de rezervă (tuberculi, bulbi etc.) este reglată pe cale hormonală şi este influenţată de factorii ambianţi.

Tuberizarea este inhibată în etapa de creştere vegetativă a plantelor, când substanţele asimilate sunt transportate prioritar spre aceste organe.

Modificarea balanţei hormonale în favoarea giberelinelor stimulează formarea stolonilor, dar inhibă formarea tuberculilor. Pe parcursul perioadei de tuberizare, conţinutul în gibereline scade şi creşte conţinutul în acid abscisic şi citochinine, care stimulează depozitarea substanţelor de rezervă în aceste organe. De asemenea, tratamentele cu acid abscisic, etilenă sau cu doze inhibitoare de auxină stimulează procesul de formare a tuberculilor.

Dintre factorii ambianţi, fotoperioadele scurte, umiditatea ridicată şi temperatura coborâtă stimulează acest proces la *Solanum tuberosum*.

Viteza de transport a asimilatelor creşte în perioada de tuberizare de 1,5 ori (Mazliak, 1982).

Formarea şi creşterea bulbilor este similară cu a tuberculilor. Procesul este reglat de modificarea raportului dintre gibereline şi acid abscisic, în favoarea primelor.

Creşterea postrecoltă

La unele specii de legume, cum sunt: conopida, andivele, sparanghelul, precum şi la ciuperci s-a constatat creşterea postrecoltă care se realizează prin extensie celulară.

La conopidă, creşterea se manifestă prin îngroşarea ramificaţiilor inflorescenţei, la sparanghel are loc îngroşarea lăstarului, iar la andive tecile frunzelor se îndepărtează şi se îngroaşă. La ciuperci creşterea bazidiocarpului se manifestă prin deschiderea pileusului, prin ruperea velumului şi prin alungirea stipesului.

În condiţii de păstrare necorespunzătoare, legumele cu muguri, aflate în repaus vegetativ, intră în vegetaţie evidenţiind creşterea mu-

gurilor, aşa cum se constată frecvent la bulboase şi la tuberculifere creşterea rădăcinilor şi a frunzelor la rădăcinoase, precum şi creşterea mugurului vegetativ la vărzoase (Burzo, 1986).

10.4. Factorii care influenţează procesul de creştere

Procesul de creştere a plantelor este influenţat de factori interni reprezentaţi de substanţele hormonale reglatoare de creştere, de substanţele de creştere din grupa vitaminelor şi de factori externi, dintre care prezintă importanţă: temperatura, umiditatea, lumina, substanţele minerale şi oxigenul din sol.

Dintre *factorii interni* de creştere o însemnătate deosebită au hormonii.

Auxinele au următoarele efecte asupra procesului de creştere:
- stimulează extensia celulelor prin efectul pe care îl au asupra pompelor de protoni şi a activităţii sintetazelor;
- stimulează formarea rădăcinilor adventive, în cazul aplicării unor tratamente cu soluţii de auxină ce conţin $10^{-7}...10^{-5}$ g/ml;
- stimulează creşterea mugurilor, în cazul concentraţiilor mici de auxină (10^{-8} g/ml). Concentraţiile mari de auxină inhibă creşterea mugurilor, determinând dominanţa apicală.

În scopul utilizării în producţie a tratamentelor cu auxine au fost realizaţi compuşi sintetici cu acţiune similară. Dintre compuşii cu acţiune auxinică pot fi menţionaţi: acidul α-naftilacetic, acizii α- şi β-fenoxiacetic, acidul indolbutiric, acidul 2,4,-diclorfenoxiacetic (2,4-D), acidul 2,4,5-triclorfenoxiacetic (2,4,5-T) etc.

Giberelinele au următoarele efecte fiziologice asupra procesului de creştere:
- dozele mari de gibereline determină creşterea frunzelor care pot să atingă dimensiuni duble faţă de cele normale;
- determină întreruperea repausului seminal. Astfel, aplicarea unor tratamente cu acid giberelic în concentraţie de 10^{-3} g/ml stimulează germinarea seminţelor;
- stimulează întreruperea repausului mugurilor de piersic, coacăz etc. şi creşterea mugurilor laterali, prin modificarea dominanţei apicale;
- induc sinteza amilazelor în celulele cu aleuronă din seminţele de graminee, stimulând biodegradarea substanţelor de rezervă şi for-

marea de compuşi simpli implicaţi în procesul de creştere a celulelor;
- stimulează creşterea internodurilor pe baza proliferării ţesutului cortical şi epidermic, care sunt insensibile la acţiunea auxinelor.

Tratamentele efectuate prin imersia seminţelor într-o soluţie de acid giberelic cu concentraţie de 500–1000 ppm, timp de 12 ore, determină stimularea procesului de germinare al acestora.

Citochininele pot fi caracterizate prin următoarele efecte asupra creşterii:
- stimulează diviziunea celulelor (citochineza) în prezenţa auxinei şi extensia celulelor, prin efectul asupra biosintezei substanţelor proteice. Efectul pozitiv asupra sintezei substanţelor proteice se explică prin faptul că citochininele fac parte integrantă din ARNt;
- induc neoformarea mugurilor şi reduc inhibiţia exercitată de mugurul terminal, asupra celor axilari (dominanţa apicală);
- întrerup repausul vegetativ la seminţele de *Lactuca, Lemna, Nicotiana* etc;
- au efect inhibitor asupra formării rădăcinilor adventive.

Tratarea seminţelor timp de 3 minute cu o soluţie de citochinine (chinetine), cu concentraţia de 100 ppm, determină stimularea acestui proces.

Până în prezent au fost produşi peste 50 de compuşi sintetici care au o acţiune citochininică, aşa cum sunt: benzilaminopurina, benziladenina etc.

Acidul abscisic este o substanţă inhibitoare de creştere, care are următoarele efecte fiziologice:
- inhibă creşterea plantelor prin acţiunea sa antigiberelică;
- prelungeşte repausul mugurilor la pomi, bulbi etc. şi al embrionului din seminţe;
- alte substanţe inhibitoare naturale sunt: florizinul care este un flavonoid sintetizat în frunze şi care determină inhibarea înfloririi; acidul cinamic, acidul cafeic, acidul ferulic, cumarina, scopoletina sunt inhibitori naturali, care determină repausul vegetativ al seminţelor.

Dintre substanţele inhibitoare sintetice se utilizează în producţie hidrazida maleică, care determină inhibarea încolţirii la ceapă.

Actinomicina D şi cloramfenicolul sunt inhibitori ai biosintezei proteinelor, care au efecte asupra procesului de creştere.

Substanţele de creştere din grupa vitaminelor participă la procesele metabolice specifice din organismele vegetale. Astfel, vitami-

nele formează sisteme oxidoreducătoare, prin care reglează potenţialul oxidoreducător celular. Au rol de activatori enzimatici, participă la procesele de transport de electroni şi constituie direct sau indirect coenzime ale multor sisteme enzimatice importante.

Prin aceste acţiuni unele vitamine au un rol important în creşterea plantelor. Astfel, vitamina B_1 (tiamina), vitamina B_2 (riboflavina), vitamina B_6 (piridoxina), vitamina C (acidul ascorbic), mezoinositolul (Bios I), biotina (Bios II), acidul pantotenic (Bios III), cât şi vitamina PP (nicotinamida) şi acidul folic au efecte evidente asupra creşterii plantelor.

Cercetările efectuate au dovedit că vitaminele C, B_1, PP şi acidul folic stimulează germinarea seminţelor, creşterea embrionului şi înrădăcinarea butaşilor unor specii de plante lemnoase.

Vitaminele B_1 şi PP stimulează creşterea producţiei la mazăre, ridichi, lucernă şi trifoi, iar vitamina B_1 măreşte producţia la morcov, varză şi tutun.

Vitaminele B_1, B_6, C şi PP determină creşterea recoltei la grâu, floarea-soarelui, tomate şi bumbac.

Vitaminele au rol stimulator şi în alte procese, ca de exemplu în procesele de polenizare şi fecundare, absorbţia şi circulaţia substanţelor minerale, creşterea rezistenţei plantelor la ger şi la secetă.

Gradul de hidratare al celulelor cu apă influenţează intensitatea proceselor fiziologice, printre care şi procesul de creştere.

Seminţele au un conţinut relativ redus în apă, cuprins între 7 şi 14 %, care asigură păstrarea lor pe perioade de ani de zile, fără ca ele să germineze. Procesul de creştere are loc la un grad minim de hidratare de 18–20 % pentru seminţe, iar pentru creşterea diferitelor organe vegetative este necesară umiditatea minimă de 50–60 %.

Pentru realizarea în condiţii optime a procesului de creştere, este necesar un grad de saturaţie al celulelor cu apă cuprins între 75 şi 96 %; umiditatea relativă din mediul înconjurător nu trebuie să scadă sub 50–60 %, iar umiditatea solului sub 75 % din capacitatea de câmp.

Factorii externi care influenţează procesul de creştere al plantelor sunt: temperatura, lumina, gradul de hidratare a celulelor cu apă, substanţele minerale şi oxigenul din sol.

Temperatura influenţează sensibil ritmul de creştere al plantelor, conform legii lui Van't Hoff, după care viteza de creştere se dublează la creşterea temperaturii cu 10°C, în intervalul 5–35 °C.

Limitele de temperatură în care are loc procesul de germinare a seminţelor variază între –30 °C şi +40 °C, iar temperatura optimă variază în funcţie de specie între 25 şi 30 °C.

În funcţie de cerinţele pentru temperatură a seminţelor acestea pot fi clasificate astfel:

- seminţe cu cerinţe de frig, care nu pot germina la temperaturi peste 25 °C: *Lactuca, Allium, Primula, Freesia, Cyclamen* etc.;
- seminţe ce necesită temperaturi ridicate pentru a germina, la care temperatura minimă pentru desfăşurarea acestui proces este de 10 °C (tomate) sau 15 °C (vinete, ardei, castraveţi);
- seminţe ce necesită alternanţa temperaturii, respectiv o diferenţă de temperatură de 10 °C între zi şi noapte, pentru a putea germina.

Temperatura minimă necesară pentru ca plantele să poată creşte variază cu specia şi este cuprinsă între următoarele limite:

secară, grâu, orz, mazăre, in, cânepă, lucernă etc. — 0 – 5°C
viţa de vie — 5–6°C
porumb — 8–10°C
fasole — 10–12 °C
nuc — 10–14° C
pepene, castravete, dovleac — 14–18°C.

Valoarea termică optimă pentru creştere variază între 18 şi 37°C, fiind dependentă de cerinţele speciei: 20°C la lucernă, 25°C la grâu şi in, 30°C la porumb, 28–30°C la viţa de vie, 35°C la cânepă şi castravete. Aceste valori nu corespund însă cu optimum pentru celelalte procese fiziologice. Pentru determinarea optimului termic armonic, care reprezintă condiţiile cele mai favorabile pentru realizarea tuturor proceselor fiziologice luate în ansamblu, se efectuează cercetări de finețe în fitotron, pentru diferite specii de plante. Este necesar a se aprecia că, în general, optimul termic armonic are o valoare mai redusă decât cel fiziologic, care depăşeşte limita de 30°C.

Temperatura maximă la care mai poate avea loc procesul de creştere variază între 35 şi 60° C (cactuşi).

Oscilaţiile diurne–nocturne de temperatură prezintă importanţă pentru creşterea unor specii de plante. Astfel, tomatele necesită o diferenţă de temperatură dintre zi şi noapte de minimum 7°C (18–25° C).

Creşterea plantelor se desfăşoară normal în cazul acumulării pe parcursul perioadei de vegetaţie a unei sume a temperaturilor medii

diurne, caracteristice în funcţie de specie. Valorile optime ale sumei temperaturilor medii diurne variază, după Sebanek (1992), astfel:

Triticum aestivum (de toamnă) — 2560–3080°C
Solanum tuberosum — 1300–3000°C
Zea mays — 2370–3000°C
Nicotiana tabacum — 3200–3600°C

Lumina influenţează procesul de germinare şi creştere a plantelor prin intermediul pigmenţilor fotosensibili.

Procesul de germinare a seminţelor fotoblastice (salată) este stimulat de expunerea la lumină a acestora timp de câteva secunde. În acelaşi timp germinarea seminţelor de *Allium, Amaranthus, Phlox* etc. este inhibată de lumină.

Reglarea procesului de germinare a seminţelor şi de creştere a plantelor se realizează cu participarea fitocromului. Radiaţiile roşii (660–760 nm) determină transformarea fitocromului inactiv în fitocrom activ, stimulând aceste procese, în timp ce radiaţiile roşu îndepărtat (760–800 nm) inhibă procesele respective. Acţionând la nivelul transcripţiei şi al translaţiei, fitocromul activ stimulează biosinteza a peste 60 de enzime. După 2 ore de iluminare s-a constatat creşterea conţinutului frunzelor în ARN total şi ARNr, sporirea numărului de poliribozomi şi modificarea spectrului ARNm.

La plantele sciatofile procesul de creştere este controlat de criptocrom, care reprezintă un amestec de flavone şi citocromi.

Lumina influenţează procesul de creştere prin intensitate, durată şi compoziţie spectrală.

Intensitatea luminii necesară pentru realizarea procesului de creştere variază în funcţie de specie şi anume, în funcţie de cerinţele lor faţă de lumina pentru care sunt adaptate (fotofile sau sciatofile).

Plantele fotofile crescute în condiţii de lumină insuficientă manifestă simptome de stres exprimate prin alungirea exagerată a tulpinii, dezvoltarea insuficientă a ţesutului mecanic şi a frunzelor, conţinut redus în clorofilă a frunzelor, fenomen cunoscut sub denumirea de *etiolare*.

În condiţii de lumină optimă, plantele au tulpini viguroase, frunze cu limbul mare şi colorat în verde-intens.

Producţia de masă vegetativă care se realizează este, prin urmare, dependentă de intensitatea cu care lumina acţionează asupra plantelor.

Durata de iluminare prezintă o importanţă deosebită. În funcţie de originea lor geografică, plantele sunt adaptate la condiţii de zi scurtă

sau de zi lungă. Neglijarea cerinţelor faţă de durata de iluminare are repercusiuni negative asupra procesului de fructificare şi implicit asupra producţiei.

Compoziţia spectrală a luminii influenţează în mod direct asupra procesului de creştere a plantelor. Lumina roşie stimulează procesul de creştere a tulpinii, dar inhibă creşterea limbului foliar, care rămâne mic.

La radiaţii luminoase cu lungimi de undă mici, cum sunt cele ultraviolete, tulpina are o creştere mai redusă decât în roşu. Fenomenul este cunoscut sub denumirea de *nanism* şi se datoreşte radiaţiilor ultraviolete care stimulează fotooxidarea auxinei şi biosinteza acidului abscisic, înhibitor al procesului de creştere.

Lumina galbenă-verzuie determină obţinerea unor plante cu dimensiuni apropiate de cele ale plantelor crescute la lumina zilei.

Lumina are şi o acţiune *morfogenă* asupra plantelor, cunoscută sub denumirea de "fotomorfogeneză". Acest proces include totalitatea efectelor regulatoare ale luminii vizibile (300–800 nm) asupra plantelor, efecte independente de fotosinteză. Dacă în fotosinteză fotoreceptorii sunt reprezentaţi de pigmenţii asimilatori, în fotomorfogeneză sunt reprezentaţi de fitocromi.

Procesul de fotomorfogeneză controlează creşterea, dezvoltarea sau diferenţierea la plante, având efecte asupra: expresiei sexelor, creşterii frunzelor, repausului seminal, orientării plantelor, formării bulbilor şi rizomilor, abscisiei frunzelor, germinării seminţelor, inducţiei florale, diferenţierii stomatelor, fotoperiodismului şi permeabilităţii membranelor.

Cunoştinţele despre fotomorfogeneză permit specialiştilor să dirijeze procesul de creştere prin realizarea distanţei optime de cultură sau, din contra, crearea unor condiţii de obscuritate, uneori prin bilonare, pentru etiolarea unor plante ca andivele, cicoarea, sparanghelul.

Substanţele retardante nu se găsesc în plante şi sunt produse de sinteză. Prin aplicarea lor sub formă de tratamente foliare, substanţele retardante sunt integrate în metabolism şi se manifestă ca substanţe cu acţiune metabolică antiauxinică şi antigiberelică. După aplicare, substanţele retardante reduc o perioadă de timp diviziunea şi extensia celulelor.

Substanţele retardante se aplică în producţie pentru combaterea căderii cerealelor, pentru reducerea taliei unor plante floricole şi pen-

tru diminuarea creşterii în lungime a lăstarilor la pomi şi la viţa de vie.

Dintre substanţele retardante cele mai cunoscute sunt:

- *Alar-85*, care prin tratamente foliare în concentraţie de 1000–5000 ppm reduce creşterea lăstarilor, previne căderea prematură a fructelor, întârzie procesul de maturare şi prelungeşte durata de păstrare;
- *Cycocelul*, cunoscut şi sub denumirea de CCC sau *Chlormequat*, aplicat sub formă de tratamente foliare, cu soluţii în concentraţie de 2.500–5.000 ppm, întârzie translocarea asimilatelor şi are un rol antiauxinic şi antigiberelic;
- *Ethrelul* (CEPA) întârzie creşterea plantelor şi stimulează înflorirea, fructificarea şi maturarea fructelor de tomate, castraveţi, pepeni, dovleac etc. De asemenea, are un efect stimulator asupra procesului de germinare a seminţelor.

Substanţele minerale intră în compoziţia enzimelor, în compoziţia substanţelor care acumulează sau transportă energia biochimică (ATP) şi pe această cale influenţează pozitiv procesul de creştere, stimulându-l. În acelaşi timp, substanţele minerale se acumulează în vacuole, determinând alături de alţi compuşi creşterea presiunii osmotice şi extensia celulelor. De asemenea, elementele minerale intră în alcătuirea moleculelor unor substanţe de structură şi de rezervă, contribuind prin aceasta la creşterea masei celulelor.

Oxigenul exercită o influenţă evidentă asupra creşterii organelor care se formează în sol: rădăcini şi tulpini subterane. Acest proces de creştere poate avea loc în condiţii normale la o concentraţie a oxigenului din atmosfera solului de 3 % pentru orz, 6 % pentru soia şi 8 % pentru ovăz. Creşterea conţinutului în oxigen din atmosfera solului, peste anumite limite, anihilează efectul dăunător al acumulării dioxidului de carbon. Astfel, la o concentraţie de 25% oxigen în sol, rădăcinile pot suporta o concentraţie de dioxid de carbon de 45 %.

10. 5. Regenerarea la plante

Regenerarea reprezintă capacitatea unui organ al plantelor, al unor ţesuturi sau celule, de a reface în întregime planta.

Procesul de regenerare a plantelor din una sau mai multe celule se realizează cu participarea hormonilor, modificarea raportului dintre aceştia având o importanţă deosebită.

Regenerarea se manifestă în cazul ţesuturilor lezate, când unele celule diferenţiate revin la stadiul embrionar, încep să se dividă şi refac ţesutul lezat.

Rădăcinile plantelor se regenerează prin revenirea la stadiul embrionar al celulelor parenchimului intervascular, iar ramurile şi frunzele regenerează din celulele cambiului. De asemenea, frunzele pot emite rădăcini din unele celule ale parenchimului perifascicular, care revin la stadiul embrionar.

Regenerarea stă şi la baza procesului de altoire, pentru realizarea căruia este necesar să se pună în contact cambiul altoiului cu al portaltoiului. Pe parcursul procesului de "prindere" a altoiului se constată următoarele:

- Cambiul altoiului şi portaltoiului produc celule parenchimatice cu pereţii subţiri, care formează calusul. În condiţii de umiditate relativă scăzută, aceste celule se pot deshidrata uşor şi pot muri. Celulele lezate prin tăiere se brunifică, formând o placă necrotică care separă altoiul de portaltoi şi care ulterior se suberifică.
- Pe interfaţa altoi-portaltoi a celulelor vii se acumulează un mare număr de dictiozomi. Substanţele sintetizate de dictiozomi sunt transportate de veziculele golgiene spre plasmalemă pe care o străbat prin exopinocitoză şi, ajunse în spaţiul dintre altoi şi portaltoi, aceste substanţe asigură adeziunea rapidă a acestora.
- Celulele calusului penetrează printre celulele brunificate, legând altoiul de portaltoi, asigurând astfel fixarea mecanică şi transportul limitat al substanţelor. Între altoi şi portaltoi mai rămân celule moarte, brunificate, care cu timpul se resorb şi dispar.
- În decurs de trei săptămâni de la altoire celulele calusului aflate în dreptul cambiului se diferenţiază, dând naştere unui nou cambiu, care formează prin diviziune xilem spre interior şi floem spre exterior. Acest proces de conectare vasculară dintre altoi şi portaltoi este stimulat de prezenţa mugurilor care stimulează diferenţierea elementelor vasculare.
- În final celulele exterioare ale calusului se suberifică, refăcând ţesutul protector exterior.

Datorită importanţei deosebite pe care o are în procesul tehnologic de înmulţire a plantelor pe cale vegetativă prin butaşi de tulpină, de frunze, marcote, altoire etc. regenerarea ţesuturilor a constituit un domeniu prioritar de cercetare.

Procesul de regenerare este foarte evident în cazul culturilor de ţesuturi. Celulele diferenţiate, cultivate pe medii conţinând substanţe

nutritive şi hormonale, reîncep procesul de diviziune. Se obţine, astfel, o masă de celule nediferenţiată, denumită "calus". Celulele calusului se pot divide, la rândul lor, şi prin modificarea raportului auxine/ citochinine se induce formarea de rădăcini şi tulpini. O concentraţie ridicată de auxină induce rizogeneza, în timp ce o concentraţie redusă de auxină (5 mg/ l) şi adenină (40 mg/ l) induce formarea de muguri şi ramuri (Mazliak, 1982).

Cu ajutorul enzimelor care hidrolizează legăturile glicozidice, pereţii celulari pot fi biodegradaţi, obţinându-se astfel protoplaşti. Aceştia pot fi păstraţi o perioadă îndelungată, în soluţii nutritive, cu presiunea osmotică izotonică cu a protoplaştilor.

Prin fuziunea protoplaştilor, regenerarea pereţilor celulari şi reînceperea diviziunii, se poate obţine calus şi apoi o nouă plantă, hibridă somatic, rezultată din celulele a două specii. Prin fuziunea protoplaştilor, proveniţi de la două specii, care nu se pot încrucişa în mod normal, se pot obţine noi specii de plante.

10.6. Polaritatea la plante

Polaritatea reprezintă o însuşire a celulelor, a ţesuturilor sau a organelor plantelor de a avea doi poli. Această însuşire se manifestă mai intens în cazul rădăcinii şi al tulpinii.

La unele specii celula-ou are polaritate, nucleul fiind situat spre polul bazal. În cazul genului *Fucus* zigoţii sunt apolari, dar după cca 3 ore de la formarea lor, sub acţiunea factorilor ambianţi (gravitaţie, lumină), se formează o axă de polaritate. Astfel, rizoizii se formează pe partea opusă luminii. De asemenea, celulele rezultate în urma procesului de diviziune prezintă polaritate. Mohr şi Schopfer (1995) menţionează că în timpul procesului de diviziune, nucleele se divid simetric, în mod egal. Citoplasma şi organitele celulare nu sunt însă distribuite în mod egal între celulele-fiice şi prin aceasta are loc o expresie diferită a genelor, care contribuie la apariţia fenomenului de polaritate.

Polaritatea poate apare spontan sau poate fi indusă de factorii externi. Polaritatea poate fi determinată de repartiţia inegală a transportorilor de ioni, în partea bazală a celulelor aflându-se mai multe proteine care transportă substanţele la interiorul acestora. Un alt factor îl constituie câmpul electric care antrenează deplasarea constituenţilor celulari, în funcţie de sarcina electrică.

În cazul butaşilor, se consideră că polaritatea este determinată de circulaţia bazipetală a auxinei, care este cauzată de amplasarea transportorilor specifici, în partea bazală a acestora. Ca urmare, în zona apicală unde se biosintetizează acest hormon se formează întotdeauna organe aeriene, în timp ce la partea bazală, spre care circulă auxina, se formează rădăcini.

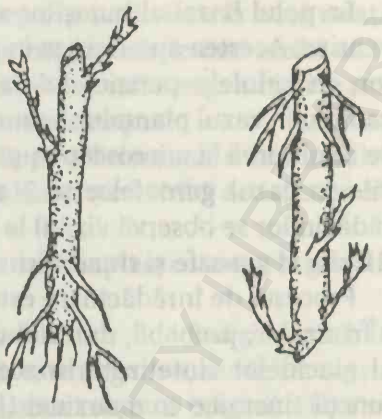


Fig. 10.11. Polaritatea la butaşi

Inversând poziţia butaşilor, direcţia curentului de auxină rămâne constantă, din cauza amplasării transportorilor specifici, fapt pentru care locul de formare al rădăcinilor şi al organelor aeriene nu se modifică (*Fig. 10.11.*).

Polaritatea se manifestă şi la rădăcini, acestea formează muguri la polul bazal şi rădăcini la cel apical, invers ca în cazul tulpinii. Cauza o constituie circulaţia acropetală a auxinei prin rădăcină, în urma căreia se produce o acumulare în zona apicală, generatoare de noi rădăcini.

În cazul frunzelor polaritatea este asociată, de asemenea, cu distribuţia hormonilor. Conţinutul în gibereline şi citochinine din frunzele de *Bryophyllum* este mai mare în partea apicală, unde are loc formarea mugurilor apicali. Pe partea bazală a limbului, acest raport hormonal are un efect inhibitor asupra creşterii mugurilor axilari (Sebaneck, 1992).

Polaritatea poate fi modificată pe parcursul ontogeniei. Astfel, gena GN din *Arabidopsis* modifică polaritatea apical-bazală a embrionului de *Fucus* (Mayer ş.a., 1993).

Cercetările recente au condus la concluzia că polaritatea este determinată şi de distribuţia inegală a organitelor la nivelul celulei. Factorii ambianţi induc localizarea asimetrică a pompelor de ioni care direcţionează transportul asimetric al ionilor în citoplasmă. Se generează un potenţial bioelectric care determină redistribuirea particulelor încărcate electric din celule. Localizarea fluxului de ioni provoacă acţiunea enzimelor, orientarea deplasării veziculelor transportoare, orientarea creşterii pereţilor celulari şi în general apariţia polarităţii.

La polul bazal al butaşilor se formează întotdeauna rădăcini adventive. Acestea au originea în parenchimul floemic în cazul tomatelor, în celulele pericliclului la *Coleus*, în parenchimul liberian şi cambiu în cazul plantelor lemnoase etc. Iniţierea rădăcinilor adventive se observă la microscop după 3 zile în cazul crizantemelor, după 5 zile în cazul garoafelor şi 7 zile în cazul trandafirilor. Formarea rădăcinilor se observă vizibil la exterior după 10 zile la crizanteme şi 21 zile la garoafe şi trandafiri.

Procesul de înrădăcinare este stimulat de prezenţa mugurilor sau a frunzelor, probabil, datorită transportului bazipetal al auxinelor şi al glucidelor sintetizate în aceste organe, sau a unor cofactori cu funcţii sinergice cu a auxinei (Hartmann şi Kester, 1983). În timpul formării rădăcinilor adventive are loc sinteza de ARN şi proteine, se intensifică activitatea peroxidazelor, citocromoxidazei, succinic dehidrogenazei şi amilazelor din fasciculele conducătoare. Pe măsură ce conul de creştere sporeşte în dimensiuni, are loc intensificarea activităţii enzimatice din celulele situate la exteriorul vaselor conducătoare.

Înrădăcinarea este mai rapidă la butaşii tineri, turgescenţi, bine aprovizionaţi cu glucide şi cu un conţinut mediu de azot.

La baza butaşilor se formează un calus cu rol de protecţie. Acesta ia naştere din celulele cambiului şi uneori din cele corticale şi este alcătuit din celule parenchimatice, cu formă neregulată, aflate în diferite faze de lignificare. La cele mai multe specii formarea cambiului este independentă de formarea rădăcinilor adventive, uneori se formează simultan, iar alteori precede formarea rădăcinilor (ex. *Hedera*).

La polul apical al butaşilor se formează organe aeriene, prin diviziunea celulelor cambiului care formează un con de creştere.

În cazul butaşilor din frunză, rădăcinile adventive se formează din meristemele secundare situate la baza limbului foliar şi a peţiolului, iar noile tulpini iau naştere din celulele epidermei şi din celulele corticale situate imediat sub epidermă.

10.7. Corelaţiile la plante

Corelaţiile reprezintă interacţiuni fiziologice între organe şi ţesuturi, care conduc la creşterea armonioasă a plantelor, asigurând în acelaşi timp rezerva de muguri pentru anul următor.

Corelaţiile pot să fie pozitive sau negative, adică au la bază relaţii de stimulare sau de concurenţă. Ele se realizează pe mai multe căi.

Corelaţiile trofice au la bază furnizarea de substanţe nutritive sau concurenţa între organe pentru aceste substanţe.

Corelaţiile hormonale se realizează prin intermediul hormonilor care sunt produşi de un organ şi stimulează sau inhibă activitatea altui organ.

Alte tipuri de corelaţii care se realizează în plante sunt cele genetice, enzimatice şi membranale.

Un exemplu tipic de corelaţie este cea dintre rădăcină şi tulpină. În timpul germinării seminţelor corelaţia este negativă, rădăcina creşte mai repede şi are un efect inhibitor asupra creşterii tulpinii. Ulterior corelaţia devine pozitivă şi se realizează pe cale trofică, rădăcina aprovizionând tulpina cu apă şi substanţe minerale şi pe cale hormonală, prin biosinteza giberelinelor şi citochininelor, care stimulează creşterea tulpinii.

O altă corelaţie se manifestă între muguri şi cotiledoane. La plantele tinere, cu creştere hipogee, cotiledoanele inhibă creşterea mugurilor axilari, în timp ce la plantele cu creştere epigee stimulează creşterea acestor muguri.

Corelaţia dintre frunze şi muguri se manifestă prin efectul inhibitor al frunzelor mature asupra creşterii mugurilor axilari şi printr-un efect stimulator al frunzelor tinere asupra creşterii acestor muguri.

Corelaţia dintre organele vegetative şi fructe, seminţe sau organe de depozitare (bulbi, tuberculi, rizomi) este trofic negativă. Creşterea organelor vegetative este inhibată de depozitarea substanţelor de rezervă şi invers.

10.8. Dominanţa apicală

Reprezintă o corelaţie de creştere, în care mugurele terminal poate preveni creşterea mugurilor laterali, iar apexul rădăcinii poate preveni formarea rădăcinilor laterale.

Brown şi colab. (1967) au introdus termenul de *control apical*, prin care se înţelege influenţa principalelor puncte de creştere asupra creşterii tuturor ramurilor unei plante.

Gimnospermele au un puternic control apical, în timp ce plantele poliaxiale (alunul) au un control apical mai slab şi, ca urmare, ramurile tind să crească egal. Dar fiecare ramură în parte manifestă o do-

minanţă apicală puternică, care se remarcă prin inhibarea creşterii mugurilor laterali.

La plantele din familia *Labiatae* dominanţa apicală este mult mai puţin puternică şi mugurii laterali dau naştere la lăstari scurţi, în timp ce la plantele de *Kochia* nu există dominanţă apicală.

În cazul plantelor lemnoase această problemă este mai complicată. Lăstarii de un an au mugurii în repaus vegetativ. De asemenea, în zonele terminale au, de obicei, mai mulţi muguri de creştere, acţiunea lor însumată transmiţându-se spre baza ramurilor. O altă particularitate se referă la lăstarii orizontali, care nu mai sunt expuşi unei dominanţe apicale puternice, iar decapitarea ramurilor scurte nu are efect stimulator asupra creşterii mugurilor laterali.

La speciile pomicole cu vigoare mai mare de creştere, la mijlocul lăstarului poate să apară o ramificaţie cunoscută ca ramură anticipată. La alte specii pomicole ca, de exemplu, *Cerasus* şi *Fagus*, alături de ramurile lungi se formează ramuri scurte, care se caracterizează prin lungimea mai mică a internodurilor, prin lipsa mugurilor de ramificaţie şi prin viaţa scurtă. Pe aceste ramuri se formează, de obicei, cele mai multe flori. Formarea acestor ramuri scurte este pusă în legătură cu conţinutul în auxină şi în alţi hormoni şi cu vigoarea de creştere a lăstarului.

Pentru explicarea mecanismului dominanţei apicale au fost elaborate mai multe ipoteze:

Ipoteza carenţei trofice susţine că mugurii axilari nu se dezvoltă, deoarece mugurul apical este aprovizionat în mod preferenţial cu substanţe nutritive.

Ipoteza inhibiţiei directe sau a controlului hormonal al dominanţei apicale este de dată mai recentă. Această ipoteză presupune participarea tuturor hormonilor, dar rolul lor nu a fost bine precizat. După Thimann (1984), auxinele biosintetizate în mugurii apicali sunt transportate bazipetal şi concentraţia mărită din apropierea mugurilor laterali are efect inhibitor asupra creşterii acestora. În cazul mugurilor laterali de la baza ramurii, acest efect nu mai este evident, din cauză că auxinele au o concentraţie din ce în ce mai mică, pe măsură ce creşte distanţa faţă de mugurul apical.

Acidul abscisic are efect sinergic cu al auxinei, în timp ce giberelinele şi citochininele au un efect antagonist.

Ieşirea din dominanţa apicală a mugurilor se caracterizează nu numai prin scăderea nivelului de auxine şi acid abscisic, dar şi prin

sporirea conţinutului în citochinine, intensificarea activităţii mitotice şi prin creşterea proporţiei de ARN din muguri.

Ipoteza inhibiţiei indirecte a fost elaborată de Snow (1925), care a dovedit că dominanţa apicală este determinată de prezenţa unui inhibitor specific, iar auxina anulează efectul acestuia.

Libbert (1964) a demonstrat că dominanţa apicală nu mai este posibilă în cazul îndepărtării rădăcinilor şi a frunzelor sărace în auxină, dar care reprezintă situsurile de biosinteză a inhibitorului. Această ipoteză nu a fost însă confirmată de alţi cercetători.

Ipoteza diversiunii nutritive a lui Went (1936) îmbină ipoteza carenţei trofice cu cea a controlului hormonal. Conform acestei ipoteze, auxina endogenă generează un curent de substanţe nutritive către mugurii apicali, în detrimentul celor laterali. După Went, legătura dintre mugurii laterali şi fasciculele conducătoare sunt afectate, dar Sorokin şi Thimann (1964) nu au constatat acest lucru.

Efectul hormonilor asupra dominanţei apicale poate fi modificat de factorii de mediu. Lumina cu intensitate scăzută, aprovizionarea deficitară cu azot şi stresul hidric induc dominanţa apicală puternică.

După Cutter (1975), dominanţa apicală poate fi atribuită, în funcţie de specie, mai multor factori, a căror importanţă este dependentă de fenofază. În controlul dominanţei apicale pot interveni: auxinele, nutriţia minerală, condiţiile de mediu şi interacţiunea dintre hormoni.

Problema care se ridică în faţa specialiştilor constă în precizarea modului în care se iniţiază creşterea mugurilor, a semnalului care indică sfârşitul ei şi calea prin care mugurii apicali previn creşterea celor laterali (Martin, 1987).

Luând în considerare faptul că mugurii laterali cresc când cel terminal este înlăturat, se poate aprecia că aceştia conţin toate substanţele necesare creşterii. După Martin (1987), acest proces este coordonat de gene şi se realizează prin programarea sintezei enzimelor implicate în biosinteza hormonilor. Expresia genelor poate fi modificată în timpul translaţiei, a procesării, prin selecţia ARNm care este transportat în citoplasmă, prin selecţia ARNm care este fixat pe poliribozomi şi prin stabilizarea selectivă a unor molecule de ARNm. Factorii externi pot acţiona la nivelul acestor cinci niveluri, modificând sinteza proteinelor specifice în funcţie de receptor şi de sensibilitatea acestora. Din această cauză unii factori, ca, de exemplu, auxinele, pot să aibă răspunsuri diferite, în funcţie de faza în care acţionează.

Dominanţa apicală se manifestă şi în cazul rădăcinilor, apexul rădăcinii principale având un efect inhibitor asupra creşterii rădăcinilor laterale. Kolek şi Kozinka (1992) apreciază că în cazul rădăcinilor dominanţa apicală este determinată de citochinine, iar auxinele au un efect inhibitor asupra acestui proces.

Dominanţa apicală şi corelaţiile dintre organele plantelor sunt procese fiziologice importante şi cunoaşterea acestora stă la baza măsurilor tehnologice de dirijare a creşterii plantelor prin tăieri sau prin aplicarea unor tratamente hormonale.

10.9. Mişcările de creştere ale plantelor

Orientarea creşterii plantelor spre zonele cu condiţii optime sau îndepărtarea de cele cu condiţii nefavorabile se realizează cu participarea hormonilor de creştere sau prin modificarea turgescenţei unor grupuri de celule.

Mişcările active ale plantelor superioare se realizează cu consum de energie. Efectuarea acestor mişcări necesită un mecanism în lanţ care include factorii excitanţi, receptorii, sistemele de transmitere a excitaţiilor şi realizarea mişcărilor de răspuns.

Excitanţii reprezintă, în general, factorii mediului înconjurător: umiditatea, substanţele minerale, temperatura, forţa de gravitaţie, excitaţiile mecanice, lumina etc. Pentru a fi recepţionate, excitaţiile trebuie să depăşească o valoare minimă de prag a intensităţii.

Receptorii sunt diferenţiaţi în funcţie de factorii excitanţi:

Stimulii luminoşi sunt recepţionaţi de pigmenţii fotoreceptori, respectiv de fitocrom şi de flavoproteine.

Forţa de gravitaţie determină sedimentarea amiloplastelor şi a unor cristale anorganice, care excită receptorii situaţi în plasmalemă şi în reticulul endoplasmatic.

Excitaţiile mecanice sunt recepţionate de celule senzitive sau de papile senzitive, situate printre celulele epidermice.

Transmiterea excitaţiei se face prin intermediul hormonilor, prin modificarea permeabilităţii membranelor plasmatice sau sub forma unui potenţial de acţiune.

Executarea mişcărilor de orientare a organelor plantelor se realizează prin creşterea inegală a celulelor ca urmare a acţiunii hormonilor sau prin modificarea turgescenţei celulelor ca urmare a funcţionării pompelor de ioni.

În funcţie de modul de realizare a mişcării şi de natura factorului excitant, se deosebesc următoarele mişcări ale organelor la plantele cultivate:

10.9.1. Tropismele

Reprezintă mişcări de orientare a creşterii plantelor către sau în sens invers direcţiei de acţiune a factorului excitant, în funcţie de intensitatea acestuia. Mişcările respective se datoresc creşterii inegale a celulelor, determinate de acţiunea hormonilor.

Fototropismele reprezintă mişcări de orientare a creşterii plantelor spre zonele cu intensitate luminoasă optimă.

În cazul mişcărilor fototropice, factorul de excitaţie îl reprezintă lumina, iar pigmenţii fotoreceptori (fitocromul, riboflavina, β-carotenul) sunt situaţi în zona apicală. Energia luminoasă necesară pentru realizarea curburilor fototropice este foarte redusă: 22–26 lx/s (Mazliak, 1982). Franssen ş.a. (1982) au constatat că intensitatea luminoasă mare opreşte creşterea ţesuturilor.

Iluminarea asimetrică determină repartiţia asimetrică a auxinelor în ţesuturile iluminate şi umbrite. Astfel, auxinele din ţesuturile iluminate sunt fotooxidate sau transportate lateral în ţesuturile umbrite. Gardner ş.a. (1874) au constatat că în cazul în care auxina marcată (^{14}C-IAA) şi lumina se aplică pe aceeaşi parte a unei plante, 31,3 % din această substanţă a fost transportată spre partea umbrită.

Când auxina marcată s-a aplicat pe partea umbrită, numai 15,8 % s-au transportat spre partea iluminată *(Fig. 10.12.)*.

Redistribuirea auxinei determină modificarea potenţialului bioelectric, după 1–5 secunde de la iluminare, cu un maximum după 2 minute.

Ca urmare a redistribuirii auxinei, ţesuturile din zonele umbrite cresc mai mult comparativ cu cele din zonele iluminate, determinând realizarea unei curburi în zona de extensie celulară spre sursa de lumină. Această mişcare de creştere care orientează tulpina spre sursa de lumină are un efect favorabil asupra intensităţii procesului de fotosinteză.

Mozaicul foliar realizat de frunzele plantelor de *Hedera helix* este un răspuns fototropic la acţiunea luminii.

Heliotropismul inflorescenţelor şi al frunzelor de *Helianthus annuus* reprezintă o mişcare rapidă, care nu poate fi explicată prin diferenţele de creştere ale celulelor. Ehleringer şi Forseth (1980)

consideră că această mişcare se datoreşte modificărilor de turgescenţă ale celulelor.

Spre deosebire de fototropismul pozitiv al tulpinii, rădăcina are un fototropism negativ.

Gravitropismul reprezintă mişcarea de orientare a creşterii în funcţie de direcţia forţei de gravitaţie. În acest sens se deosebeşte gravitropismul negativ la tulpină şi gravitropismul pozitiv la rădăcină, plagiotropismul ramurilor şi diageotropismul rizomilor.

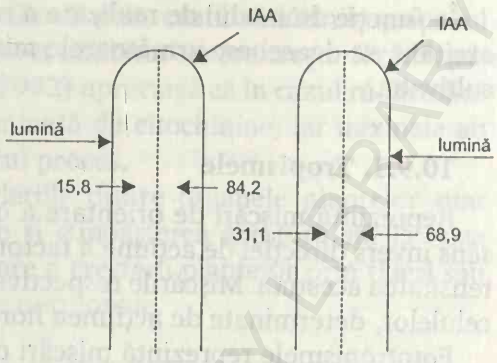


Fig. 10.12. Transportul lateral al auxinei marcate, în coleoptilul de *Zea mays*

Celulele receptoare (statociste) pentru forţa de grvitaţie se află situate în meristemele apicale şi în meristemele intercalare ale plantelor graminee (Kaufan ş.a.,1987). Sub acţiunea forţei de gravitaţie, conţinutul statocistelor se repartizează neuniform, spre partea inferioară a acestora.

La modificarea poziţiei plantelor, amiloplastele şi unele cristale anorganice, care au rolul unor statolite, ajung la partea bazală a celulelor în cca 10 min. Acestea exercită o presiune asupra reticulului endoplasmatic şi a plasmalemei, care conţin receptori de presiune (Kaufman şi Dayanandan, 1985).

Realizarea mişcărilor geotropice are loc în zona de extensie celulară care se află la câţiva milimetri de meristemul apical sau la baza internodurilor, în cazul plantelor graminee. Până în prezent însă nu s-a putut preciza semnalul care se transmite de la statociste la zona de creştere şi modul de transmitere a acestuia.

Mişcările gravitrop negative ale tulpinilor se realizează ca urmare a transportului bazipetal al auxinei. Cercetările efectuate de Bandurski, Schultz şi Cohen (1980), la tulpinile de graminee aşezate paralel cu suprafaţa solului, au evidenţiat că auxinele se acumulează în cantitate mai mare în zona situată în apropierea solului (349 ng/g substanţă uscată). Cantitatea de auxine din această zonă a fost de 2,7 ori mai mare comparativ cu cea determinată în ţesuturile situate în partea opusă a tulpinii. Distribuţia neuniformă a auxinei şi anume în

cantitate mai mare spre sol determină stimularea extensiei celulelor din această zonă şi realizarea unei curburi geotrop negative.

Pharis ş.a. (1981) au determinat o cantitate mai mare de gibereline libere în statocistele gravistimulate, comparativ cu cele nestimulate, iar Reid şi Pharis (citaţi de Purohit, 1985) au determinat intensificarea biosintezei etilenei.

Wlikins (1979) consideră că orientarea geotrop pozitivă a rădăcinilor se datoreşte interacţiunii dintre auxina transportată bazipetal şi acidul abscisic transportat acropetal. Rădăcina este sensibilă la acţiunea auxinei care determină inhibarea creşterii acesteia. În acelaşi timp, auxina accentuează efectul inhibitor al acidului abscisic asupra creşterii.

Mişcările gravitrop au la bază un mecanism fiziologic şi biochimic complicat, care include, după Kaufman ş.a. (1987), biosinteza unor enzime (β-glucozidază, celulază şi invertază), funcţionarea pompelor de protoni, modificarea pH-ului din apoplast şi extensia celulelor. Timpul de percepere a excitaţiei gravitrope este de 12–30 s, iar timpul necesar pentru reacţie este de 30–40 min la plantele de *Avena* şi continuă 46–60 ore (Kaufman şi Doyanandan, 1985).

Acţiunea forţei de gravitaţie determină creşterea rădăcinii spre sol şi a tulpinii în sens ortogravitrop negativ. Ramificaţiile de ordinul I ale tulpinii cresc plagiotrop, iar celelalte ramificaţii sunt agravitrope şi cresc în toate direcţiile.

Mişcările gravitrope au o importanţă deosebită pentru cultura plantelor, deoarece asigură înrădăcinarea acestora, precum şi ridicarea culturilor de cereale culcate la pământ de furtuni sau de animale.

Tigmotropismul reprezintă mişcarea de curbură a cârceilor, care are o importanţă deosebită în susţinerea plantelor volubile. Această mişcare este frecvent întâlnită la plantele din genurile *Vitis, Clematis, Cucurbita* etc. şi este favorizată de vânt, care determină frecarea sau lovirea cârceilor de suport şi excitarea celulelor mecanoreceptoare.

Printre celulele epidermice ale cârceilor de la plantele din familia *Cucurbitaceae* se găsesc celule mecanoreceptoare cu pereţii exteriori subţiri, iar la alte specii s-a constatat existenţa unor papile tactile *(Fig. 10.13.)*. Excitarea mecanică a acestor celule se transmite în profunzime şi lateral, pe o distanţă de 1–2 mm, determinând biosinteza etilenei în celulele excitate. Acumularea etilenei are ca efect diminuarea ritmului de creştere a celulelor din zona excitată situată spre suport. Creşterea neuniformă a celulelor de pe cele două feţe ale cârcelului determină răsucirea acestuia în jurul suportului. Procesul

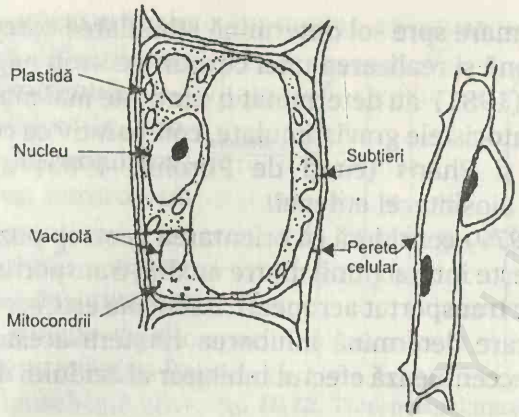


Fig. 10.13. Celulă epidermică mecanoreceptoare şi papilă tactilă (după Trouchet, 1977)

respectiv este stimulat şi de auxină care este transportată bazipetal şi care stimulează biosinteza etilenei (Bangerth, 1974).

Viteza de reacţie variază, în funcţie de specie, între 30 s şi 30 min.

Chimiotropismul reprezintă mişcarea de creştere a rădăcinilor spre zonele de sol bogate în substanţe nutritive sau de îndepărtare de zonele cu concentraţii nocive.

Creşterea tubului polinic până la ovar este tot o mişcare chimiotrop pozitivă, în urma căreia se realizează fecundarea.

Higrotropismul constă în orientarea creşterii rădăcinilor spre zonele cu umiditate optimă (higrotropism pozitiv) sau de îndepărtare de zonele cu umiditate necorespunzătoare (higrotropism negativ).

Receptorii pentru compuşii chimici şi pentru umiditate se găsesc la nivelul rădăcinii, dar nu s-a precizat amplasarea lor la nivel celular, structura lor şi modul de transmitere a informaţiei.

10.9.2. Nutaţiile

Reprezintă mişcările laterale sau în jurul unei axe, pe care le efectuează plantele sub influenţa unor factori interni *(Fig. 10.14)*.

Nutaţiile efemere se produc o singură dată în viaţa plantelor şi sunt reprezentate de mişcările pe care le efectuează cotiledoanele în timpul germinării seminţelor, până ajung la poziţia orizontală.

Nutaţiile periodice specifice plantelor volubile constituie mişcări circulare pe care le efectuează tulpina în timpul creşterii. Durata unei mişcări variază în funcţie de specie, între câteva minute şi câteva ore.

Nutaţiile se datoresc vitezei diferite de extensie a celulelor din pereţii laterali ai tulpinii. Această diferenţă a ritmului de creştere se presupune că se datoreşte transportului auxinei sub formă de unde cu concentraţii diferite.

Fig. 10.14. Circumnutaţie la plantele volubile

La unele specii (*Desmodium gyrans*), mişcările de circumnutaţie a foliolelor sunt cauzate de variaţia turgescenţei pulvinulelor de la baza foliolelor, ca urmare a transportului apei şi, probabil, al ionilor.

10.9.3. Nastiile

Reprezintă mişcări pe care le efectuează diferite organe ale plantelor, ca urmare a variaţiilor de turgescenţă a celulelor, sub influenţa a diferiţi factori din mediul înconjurător.

Nictinastiile constituie mişcări de închidere în timpul nopţii şi de deschidere în timpul zilei a foliolelor unor plante *Leguminaceae* şi *Oxalidaceae*, precum şi a petalelor unor specii floricole. Factorul excitant îl constituie modificarea temperaturii sau a intensităţii luminoase. Ca urmare se pot deosebi : termonastii şi fotonastii.

Termonastiile sunt caracteristice pentru florile de *Tulipa*, la care se constată modificarea ritmului de creştere a celulelor de pe faţa internă şi externă a tepalelor, în funcţie de temperatură. Astfel, temperatura ridicată stimulează creşterea celulelor de pe faţa internă a tepalelor, ceea ce provoacă deschiderea florilor. Seara când temperatura scade, este stimulată creşterea celulelor de pe faţa externă a tepalelor, ceea ce determină închiderea florilor *(Fig. 10.15.)*.

Fotonastiile sunt mişcări care se întâlnesc la inflorescenţele plantelor compozite, cât şi la foliolele plantelor: *Phaseolus, Albizzia, Mimosa, Samnaea, Robinia* etc.

Fotorecepţia radiaţiilor albastre din cursul dimineţii şi a celor roşii din timpul serii se realizează de către fitocromul situat la nivelul pulvinulelor. Mişcarea este determinată de modificarea presiunii osmotice din celulele situate de o parte şi de alta a pulvinulelor, ca urmare

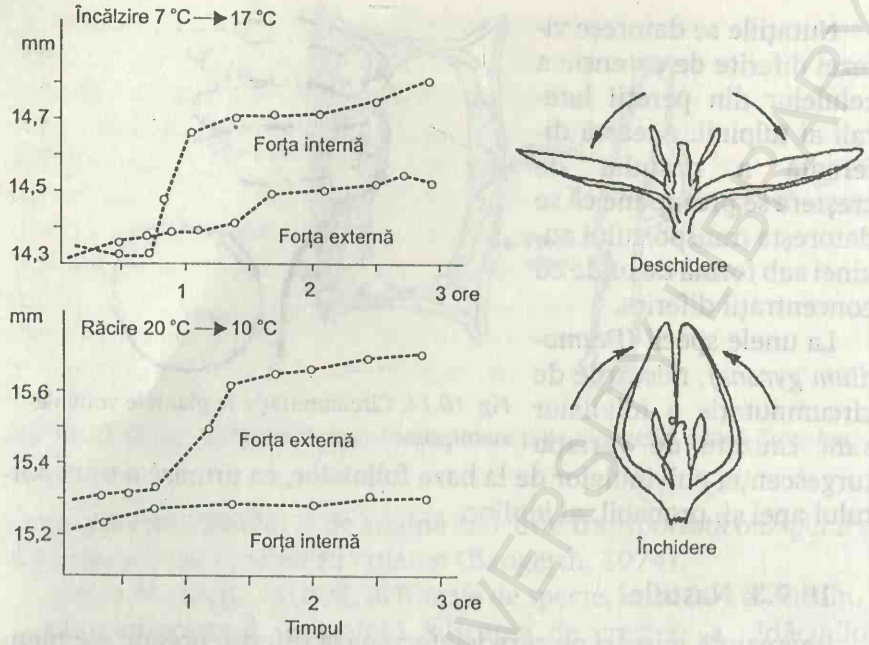


Fig. 10.15. Termonastie la florile de *Tulipa* (după Mozhac ş.a., 1982)

a funcţionării pompelor de K^+, Cl^- sau H^+. Astfel, în timpul zilei, presiunea osmotică din celulele situate pe partea superioară a pulvinului de la *Phaseolus multiflorus* este de 8,7 bari, iar în cele de pe jumătatea inferioară 14,1 bari, fapt ce determină îndepărtarea foliolelor. În timpul nopţii, presiunea osmotică din celulele situate în jumătatea superioară a pulvinului creşte la 12,2 bari, în timp ce presiunea din celulele situate în partea inferioară scade la 9,2 bari. Ca urmare, se realizează mişcarea de apropiere a foliolelor *(Fig. 10.16)*.

Satter ş.a. (1988) au constatat că proporţia de potasiu din pulvinulele de *Albizzia* este în medie de 0,5 mol. Apropierea foliolelor este însoţită de pierderea de potasiu din celulele de pe partea inferioară a pulvinului şi absorbţia lui de către celulele din partea superioară, ceea ce determină creşterea turgescenţei şi apropierea foliolelor.

Scrempf ş.a. (1976) au constatat că transportul potasiului este însoţit şi de transportul clorului. Moran ş.a. (1988) au precizat că transportul hidrogenului reprezintă procesul primar. Clorul este transportat de pompa H^+ - anion simport, iar potasiul este transportat prin canalele proteice.

Un caz particular de mişcare nictinastică îl reprezintă închiderea şi deschiderea stomatelor.

Seismonastiile reprezintă mişcări efectuate de plantele care au fost excitate mecanic. Exemplul tipic este cel al plantei *Mimosa pudica*, care în urma excitării mecanice îşi apropie foliolele şi îşi mişcă frunzele în jos.

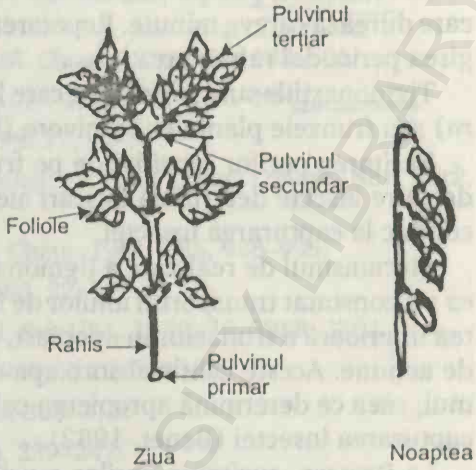


Fig. 10.16. Fotonastie la *Albizzia*

Receptorii pentru excitaţiile mecanice se găsesc în celulele pulvinulelor, care transmit excitaţia sub forma unui potenţial de acţiune (Pickard, 1973). Viteza de transmitere a excitaţiei este de 20 mm/s, în funcţie de intensitatea şocului. Potenţialul de acţiune este însoţit de transportul unor substanţe izolate şi identificate de Schildknecht (1984) şi denumite cu termenul general de "turgorin", substanţe ce modifică turgescenţa celulelor pulvinulului. Acestea sunt active în concentraţii foarte mici (10^{-5}–10^{-7}), care pot forma o nouă clasă de hormoni vegetali.

După Romberger ş.a. (1993), potenţialul de acţiune este însoţit de pierderea rapidă a potasiului şi transportul acestuia din zona flexoare spre cea extensoare. Concomitent cu potasiul poate fi transportat şi clorul.

Mişcările seismonastice se realizează prin modificarea turgescenţei celulelor din pulvinulele situate la baza frunzelor compuse şi a foliolelor. Aceste modificări de turgescenţă se datoresc creşterii permeabilităţii plasmalemei şi a tonoplastului, intensificării activităţii pompelor de ioni şi creşterii rapide a concentraţiei potasiului din apoplast. Potasiul din celulele de la baza pulvinulelor este transportat pe cale apoplasmică în celulele de pe partea superioară a acestuia, unde determină creşterea presiunii osmotice, absorbţia apei şi mărirea turgescenţei celulelor. Ca urmare, frunza compusă execută o mişcare de coborâre, iar foliolele se apropie.

Revenirea la poziţia iniţială are loc după o perioadă refractară, care durează câteva minute. Repetarea excitaţiilor determină prelungirea perioadei refractare.

Tigmonastiile sunt mişcări pe care le execută perii sensitivi (*Drosera*) sau frunzele plantelor carnivore (*Dionaea*).

Excitarea perilor sensitivi de pe frunzele de *Drosera* sau *Dionaea* de către insecte determină mişcări ale perilor sau ale frunzelor, care conduc la capturarea insectei.

Mecanismul de realizare a tigmonastiilor este complex. La *Dionaea* s-a constatat transportul ionilor de hidrogen din celulele de pe partea inferioară a frunzelor în apoplast, ceea ce generează un potenţial de acţiune. Aceste celule absorb apa din apoplast şi îşi măresc volumul, ceea ce determină apropierea celor două jumătăţi ale frunzei şi capturarea insectei (Benet, 1982).

La *Drosera*, excitarea perilor sensibili determină un potenţial de acţiune care se propagă rapid prin ţesuturi, concomitent cu transportul potasiului prin apoplast. Scăderea turgescenţei celulelor de pe partea interioară a perilor şi creşterea acesteia pe partea exterioară determină curbarea acestora spre interior şi capturarea insectei.

Mişcările pe care le realizează plantele de cultură le permite să utilizeze mai bine factorii mediului. Fototropismul asigură orientarea frunzelor spre lumină, higrotropismul şi chimiotropismul determină creşterea rădăcinilor spre zonele cu concentraţie optimă de substanţe nutritive, nictinastiile şi termonastiile protejează organele sensibile ale florilor, fotonastiile determină închiderea stomatelor pe parcursul nopţii, iar tigmotropismul permite fixarea plantelor pe araci.

BIBLIOGRAFIE

Anderson, J.W. şi *Fowden, L.* – Plant. Physiol. 1969, 44, 60–68.

Baldini, E. – *Arboricultura generale, Bologna, 1986.*

Bangerth, F. – Planta, 1974, 117, 329–338.

Benet, A.B. – Science, 1982, 218, 1120–1122.

Bewley, J.D. şi *Black, M.* – Physiology and Biochemistry of Seeds, vol. 1, Berlin, Heidelberg, New York, 1978.

Bewley, J.D. şi *Black, M.* – Physiology and Biochemistry of Seeds, vol. 2, Berlin, Heidelberg, New York, 1982.

Bhattcharya, S.N.C. ş.a. – Int. Symp. Photosynthetic Sistem and Productivity. Calcutta, 1974.

Blatt, M.R. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1993, 44, 543–567.

Boulter, D. şi *Porther, B.* – în Encycl. Plant. Physiol., vol. 14 a, Berlin, Heidelberg, New York, 1982.

Bradbeer, C. şi *Stumpf, P.K.* – J. Biol. Chem. 1959, 234, 498–501.

Breidenbach, R.W. ş.a. – Plant. Physiol. 1967, 42, 1035–1041.

Brooks, J. şi *Shaw, G.* – Grana. 1978, 17, 91–97.

Burton, W.G. – Postharvest Physiology of Food Crops. Londra, New York, 1982.

Cavin, D.T. şi *Beevers, H.* – J. Biol. Chem. 1961, 236, 988–995.

Chibbar, R.N. ş.a. – Biol. Plant. 1980, 22, 1–8.

Clarke, A.E. ş.a. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1979, 76, 3358–3362.

Cosgrove, D.L. – The Plant. Cell. 1997, 7, 1031–1041.

Cresti, M. ş.a. – Planta. 1976., 132, 305–312.

Cresti, M. ş.a. – Planta. 1977, 136, 239–247.

Cutter, J.P. – Adv. Expt. Med. Biol. 1975, 18, 51–73.

Davies, J.P. – Plant. Hormones and Their Role in Plant. Growth and Dewelopment. Dordrecht, Boston, Londra, 1987.

Dickinson, H.G. şi *Roberts, I.N.* – în Hormones, Receptors and Celular Interactions in Plants. Chadwick, Garrod şi Cinader edit. Cambridge. 1986.

Ehleringer, J. şi *Forsith, L.* – Science. 1980, 210, 1094–1098.

Evans, M.L. şi *Ray, P.M.* – Gen. Physiol. 1969, 53, 1–20.

Fosket, D.E. – Plant. Growth and Development. San Diego, New York, Boston, Londra, Sydney, Tokyo, Toronto, 1994.

Franssen, M. ş.a. – Planta. 1982, 155, 281–286.

Fromm, J. ş.a. – Plant. Physiol. 1995, 109, 525–531.

Fulford, R.M. – Ann. Bot. 1966, 30, 207–230.

Gaspar, T. – C.R. Acad. Sci. Paris.1977, 285, 323.

*Gillard, D.F.*şi *Walton, D.C.* – Plant. Physiol. 1973, 51, 1147–1149.

Guyader, H. – Le développment des végétaux. Paris, New York, Barcelona, Milano, Mexico, São Paulo, 1987.

Hammett, J.R. şi *Katterman, F.R.* – Biochemistry. 1975, 14, 4375–4379.

Hara, A. ş.a. – Plant. Cell. Physiol. 1977, 18, 381–386.

Hartman, H.F. şi *Loreti, F.* – Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 1965, 87. 194, 198.

Hartmann, H.T. şi *Kester, E.* – Plant. propagation. New Jersey, 1983.

Hay, R.K.M. şi *Walker, A.J.* – A Introduction to the Physiology of Crop Yield. Londra, 1992.

Helsper, J.P. ş.a. – Planta. 1977, 133, 303–308.

Heslop-Harrison, J. – Proc. R. Soc. Londra, 1975, 190, 275–300.

Heslop-Harrison, J. ş.a. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1975, 26, 403–425.

Heslop-Harrison, J. şi *Heslop-Harrison, Y.* – Acta Bot. Neerl. 1980, 29, 261–276.

Jacobs, T. – The Plant. Cell. 1997, 7, 1021–1029.

Jacobsen, J.B. şi *Chandler, P.M.* – în Plant. Hormones and Their Role in Plant. Growth and Development. Davies edit. Dordrecht. Boston, Londra, 1988.

Ingle, J. ş.a. – Plant. Physiol. 1964, 39, 735–740.

Key, J.L. şi *Ingle, J.* – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1964, 52, 1382–1388.

Kollofell, C. – Acta Bot. Neerl. 1986, 17, 70–77.

Larsen, P.B. ş.a. – Plant. Physiol. 1995, 105, 1405–1412.

Larson, L.A. şi *Beevers, H.* – Plant. Physiol. 1965, 40, 424–432.

Libbert, E. – Physiol. Plant. 1968, 17, 371–378.

Liskens, H.F. – Procedings. 3 rd. MPP Meeting 1975, Izmir, 1976.

Liskens, H.F. şi *Heslop-Harrison, J.* – Encycl. Plant. Physiol, vol. 17, Berlin, Heidelberg, New York, 1984.

Luckvill, L.C. – Proc. 19 th. Int. Hort. Congr. 1974, 3, 237–242.

Lynch, J.M. şi *Whipps, M.* – Plant. Soil. 1990, 129, 1–10.

Mac Millan, J. – în Encycl. Plant. Physiol., vol. 9, Berlin, Heidelberg, New York, 1980.

Martin, G.C. – Hort, Science, 1987, 5, 834–833.

Mayer, U. ş.a. – Development. 1993,117,149–162.

Mazliak, P. – Physiologie vegetale, vol. 2, Paris, 1982.

Mazus, B. şi *Buchowicz, J.* – Phytochemistry, 1972, 11, 2443–2446.

McQueen-Mason, S.J. – J. Exp. Bot. 1995, 46, 1639–1650.

Milthrope, F.L. – în The Growth of the Potato. Ivins şI Milthrope edit. Londra. 1963.

Mitchell, B. ş.a. – Cereal Res. Comm. 1980, 8, 151–156.

Moran, M. ş.a. – Plant. Physiol. 1988, 88, 643–648.

Mory, Y.Y. ş.a. – Plant. Physiol. 1972, 49, 20–23.

Muto, S. şi *Beevers, H.* – Plant. Physiol. 1974, 54, 23–28.

Nada, K.K. şi *Jain, M.K.* – New Phytol. 1971, 943–945.

Nanda, K.K. ş.a. – New Zeeland J. Sci. 1974, 4, 347–358.

Noogle, G.R. şi *Fritz, G.D.* – Fiziologoia Vegetale. Bologna, 1984.

Naylor, A.W. – în Encycl. Plant. Physiol., vol.10. Scott edit. Berlin, Heidelberg, New York, 1984.

Pacini, E. şi *Sarfatti, G.* – Bull. Soc. Bot. Fr. 1976, 125, 295–299.

Pickard, B.G. – Bot. Rev. 1973, 39, 172–201.

Poethy, R.S. – The Plant. Cell. 1997, 7, 1077–1087.

Purohit, G.S. – Hormonal Regulation of Plant. Growth and Development, vol. 1, Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985.

Rayle, D.R. – Planta. 1973, 114, 68–73.

Romberger, J.A. ş.a. – Plant. Structure: Function and Development. Berlin, Heidelberg, New York, 1993.

Satter, R.L. ş.a. – Bot. Acta. 1988, 101, 205–213.

Saurer, W. şi *Passingham, J.V.* – J. Exp. Bot. 1970, 21, 151–158.

Schildknecht, H. – Endeaveur. New Series. 1984, 8, 113–117.

Schrempf, M. ş.a. – Plant. Physiol. 1976, 58, 190–192.

Scott, T.K. – Encycl. Plant. Physiol, vol. 10, Berlin, Heidelberg, New York, 1984.

Sebaneck, J. – Plant. Physiology. Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo, 1992.

Sorokin, H. şi *Thimann, K.* – Protoplasma. 1964, 59, 326–350.

Stern, W.R. şi *Kirby E.J.M.* – J. Agric. Sci. Cambridge. 1979, 93, 203–215.

Stocking, C.R. şi *Heber, V.* – Encycl. Plant., Physiol., vol. 11, Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

Taylor, C.B. – The Plant. Cell. 1997, 7, 981–988.

Teologis, A. şi *Ray, P.M.* – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1982, 79, 418–421.

Vanderhoef, L.N. şi *Stahl, C.A.* – Proc. Natl. Acad. Sci.USA. 1975, 72, 1822–1825.

Vanstone, D.E. şi *La Croix, L.J.* – J. Am. Soc. Hort. Sci. 1975, 100, 630–632.

Wang, H. ş.a. – Nature. 1997, 386, 451–452.

Weeks, J.P. şi *Marcus, A.* – Biochem. Biophys, Acta. 1971, 232, 671–684.

Yoo, B.Y. – Cell Biol. 1970, 45, 158–171.

BCU IAŞI CENTRALĂ UNIVERSITARĂ LIBRARY

Capitolul 11
Dezvoltarea plantelor

Dezvoltarea plantelor include ansamblul de modificări calitative, coordonate genetic, care determină parcurgerea fazelor ontogenetice (de tinereţe, maturitate şi senescenţă) şi conduc la realizarea capacităţii de înmulţire a plantelor.

Procesul de dezvoltare se desfăşoară în paralel cu cel de creştere, iar momentul culminant al acestui proces îl constituie formarea organelor de reproducere a florilor.

Din punctul de vedere al duratei perioadei de dezvoltare şi după numărul de înfloriri şi fructificări, plantele sunt grupate astfel:

- plante monocarpice, cu înflorire şi fructificare o singură dată în viaţă. Acestea pot fi:
  - *plante efemere*, care parcurg ciclul de dezvoltare în cca 5–6 săptămâni;
  - *plante anuale*, care îşi încheie ciclul de dezvoltare într-o singură perioadă de dezvoltare;
  - *plante bianuale*, care parcurg fazele de dezvoltare în două perioade de vegetaţie;
- plante policarpice, dintre care fac parte:
  - *plantele perene*, care au o perioadă de dezvoltare de mai mulţi ani şi înfloresc pe tot parcursul perioadei de maturitate. Ele pot fi erbacee şi lemnoase.
- plante pleiociclice, care parcurg fazele de dezvoltare în mai mulţi ani, dar înfloresc şi fructifică o singură dată în viaţă.

În cazul plantelor anuale, perioada de dezvoltare este delimitată în modul următor:

- faza de tinereţe se caracterizează prin predominarea procesului de creştere, de diferenţiere, iar la sfârşitul acestei faze are loc transformarea meristemului vegetativ din muguri în meristem floral (inducţia florală);

- faza de maturitate corespunde cu perioada în care plantele înfloresc şi fructifică;
- faza de senescenţă reprezintă o continuare a fazei de maturitate , în care producţia scade şi predomină procesele de biodegradare şi care precede moartea plantei.

În cazul plantelor perene, de exemplu al pomilor, perioada de tinereţe durează 2–40 ani, iar perioada de maturitate este eşalonată de la 10 până la mai multe sute de ani. Această eşalonare a parcurgerii procesului de dezvoltare în mai mulţi ani este caracteristică numai pentru rădăcinile şi tulpinile plantelor perene, în timp ce frunzele, florile şi fructele ajung la maturitate şi senescenţă în fiecare an. Expunerea uneori a plantelor lemnoase la condiţii optime de creştere determină realizarea mai rapidă a fazei de maturitate de înflorire.

În cazul speciilor anuale (ex. floarea-soarelui), capacitatea de înflorire se realizează numai după ce acestea au un anumit număr de noduri.

Durata vieţii plantelor este programată genetic, iar factorii de mediu determină activarea genelor care programează formarea ADN-ului şi, respectiv, a ARNm, specific pentru biosinteza enzimelor care intervin în procesul de maturare (Leshem, Halevy şi Frenkel, 1986). Nu se cunoaşte însă care este orologiul biologic care declanşează acest proces şi determină parcurgerea fazelor de dezvoltare într-o perioadă de timp caracteristică pentru o specie sau un soi.

Controlul genetic se manifestă şi în cazul trecerii de la o fază ontogenetică la alta. Astfel, Fosket (1994) menţionează că în cazul porumbului, trecerea de la faza de tinereţe la cea de maturitate este controlată de genele *Corngrass* (Cg) şi *Toopod* 1,2,3 (Tp1, Tp2 şi Tp3).

11.1. Perioada de tinereţe

Perioada de tinereţe se caracterizează printr-o capacitate mare de regenerare şi prin incapacitatea plantelor de a înflori.

În cazul unor specii cum este de exemplu *Hedera*, plantele tinere pot fi recunoscute prin caracteristicile morfologice deosebite: frunzele sunt alterne şi palmate, în timp ce plantele sau organele mature au frunzele opuse şi ovate.

Sensul procesului de dezvoltare este de trecere de la faza de tinereţe la cea de senescenţă. Poate să aibă loc însă şi reversia de la faza

de maturitate la cea de tinereţe în timpul reproducerii sexuate, cât şi în cazul culturilor de ţesuturi.

Durata perioadei de tinereţe, în cazul plantelor ierboase anuale, este cuprinsă între momentul germinării seminţelor şi înflorit şi durează câteva zile sau săptămâni.

La plantele perene, perioada de tinereţe variază ca durată între: 1–2 luni la *Perrila crispa*, 6–8 ani la *Malus pumila*, 6–7 ani la *Citrus sinensis*, 5–10 ani la *Pinus sylvestris* şi *Betula pubescens*, 10–15 ani la *Larix decidua*, 15–20 de ani la *Fraxinus excelsior*, 25–30 de ani la *Abies alba* şi *Quercus robur*, 30–40 de ani la *Fagus sylvatica*.

În perioada de tinereţe predomină transformările legate de procesul de creştere: diviziunea şi extensia celulelor, producerea de substanţe fotosintetizate, acumularea apei şi a substanţelor minerale. Trebuie subliniat însă că alături de aceste transformări caracteristice pentru procesul de creştere au loc şi transformări specifice pentru procesul de dezvoltare: diferenţierea celulelor, iar la sfârşitul acestei faze are loc inducţia florală.

Organele tinere au o mare capacitate de regenerare, care este utilizată în practica horticolă pentru înmulţirea prin butăşire, marcotaj, pentru altoire etc., deoarece acestea asigură o înrădăcinare rapidă şi, respectiv, o mare capacitate de prindere.

11.1.1. Diferenţierea celulelor

Procesul de diferenţiere a celulelor este considerat de mulţi specialişti ca o etapă a creşterii, dar întrucât este determinat de modificări calitative, sinteza unor proteine specifice care, la rândul lor, induc modificări structurale şi funcţionale poate fi considerat ca o etapă a dezvoltării.

Acest proces constă în specializarea progresivă a celulelor, ordonată şi perfect programată în timp şi spaţiu, începând cu faza de zigot (Bruce şi colab., 1983).

Concepţiile vechi admiteau existenţa unor celule predestinate, care se diferenţiază pentru a realiza o anumită funcţie. În prezent se consideră că celulele sunt totipotente, adică posedă programul genetic complex care le permite să se diferenţieze în orice tip de celulă şi au capacitatea de a regenera o plantă întreagă, în anumite condiţii (Sebaneck, 1992).

Celulele zigotului principal formează embrionul, iar celulele acestuia, prin diviziune şi diferenţiere, formează ţesuturile care

alcătuiesc întreaga plantă. Procesul de diferenţiere celulară continuă cu întreruperi, pe întreg ciclul de viaţă al plantelor, meristemele primordiale dând naştere meristemelor primare, iar acestea ţesuturilor definitive ale rădăcinii, tulpinii, frunzelor şi florilor. Prin diferenţierea ţesuturilor definitive primare, se formează meristemele secundare, care generează prin diviziuni repetate celule a căror rediferenţiere este urmată de formarea ţesuturilor definitive secundare, lemnul, liberul, suberul şi feloderma.

Mecanismul procesului de diferenţiere nu este încă pe deplin cunoscut. Mazliak (1982) subliniază faptul că nu se cunoaşte care sunt factorii care determină ca dintr-o celulă-mamă să rezulte două celule-fiice, care se diferenţiază în mod diferit. Nu se cunosc încă diferenţele la nivel molecular dintre celulele a două ţesuturi şi care este mecanismul care permite genelor să funcţioneze selectiv.

Procesul de diferenţiere a unei plante pluricelulare constă într-o succesiune de exprimare a genelor perfect coordonată în timp şi spaţiu. Informaţia genetică din celula-mamă este distribuită egal în celulele-fiice. Cu toate acestea, dintr-o celulă-mamă, aşa cum este cea cambială, rezultă două celule-fiice, care se diferenţiază în mod diferit: una formează un vas lemnos, iar alta un vas liberian. Acest proces a fost explicat în mai multe moduri:

- Prin controlul aproape perfect al programului de expresie secvenţială al grupelor de gene, prin depresia unor gene şi represia altora (Mazliak, 1982).
  Expresia genelor se manifestă prin formarea de ARNm şi a proteinelor pe care le codifică acesta, în diferite etape ale procesului de dezvoltare. Reglarea sintezei proteinelor specifice se face atât prin activarea genelor, cât şi la nivelul transcripţiei, al procesării, transportului, translaţiei şi al controlului selectiv al biodegradării ARNm-ului *(Fig. 11.1.)*. În celule există şi proteine represoare sau proteine activatoare a procesului de transcripţie, care pot influenţa diferenţierea celulară (Bruce şi colab., 1983).
- Prin acţiunea transpozonilor care sunt fragmente de ADN ce nu au o poziţie specifică în cromozom şi sunt alcătuiţi din câteva gene structurale care au lateral secvenţe de inserţie. Când transpozonii se inserează într-o secvenţă ce codifică, pot să inactiveze gena, iar când se inserează într-o secvenţă reglatoare, pot să influenţeze expresia genelor.
- Prin modificarea expresiei genelor şi codificarea enzimelor implicate în sinteza hormonilor de creştere, care pot influenţa procesul

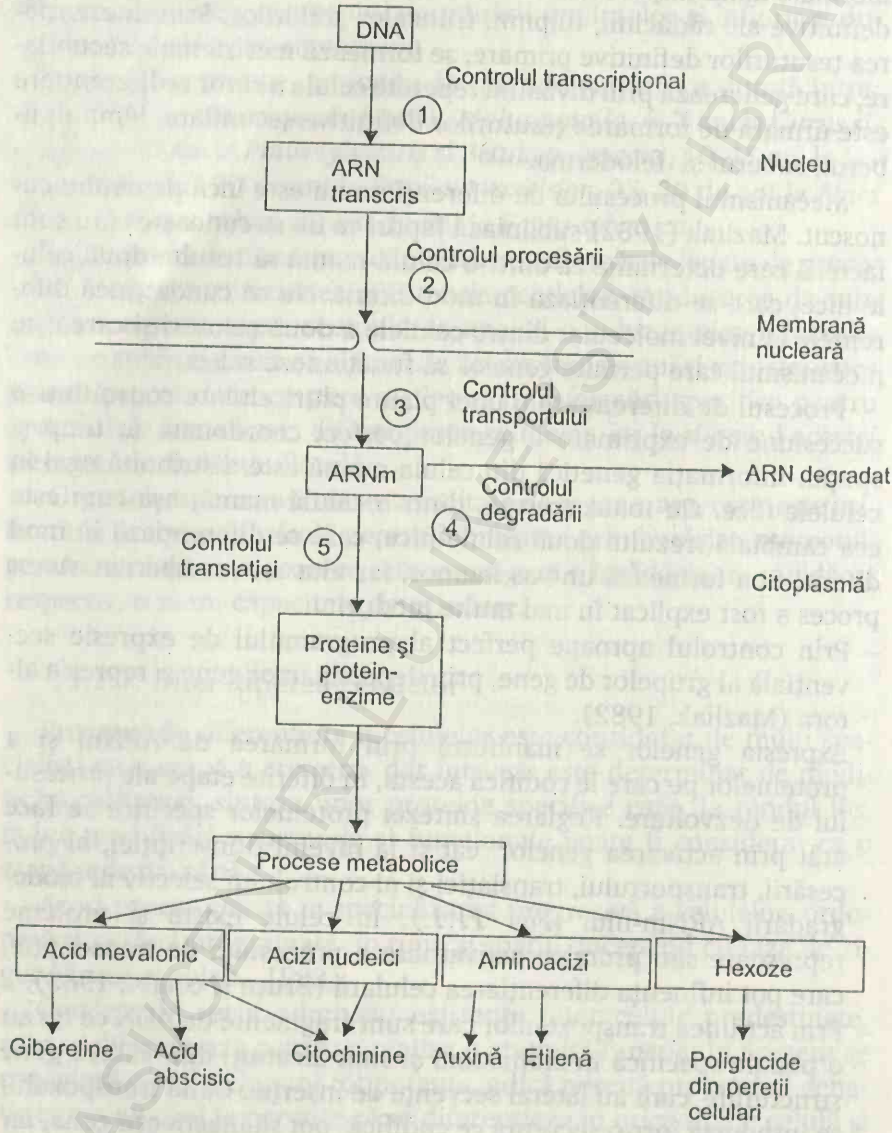


Fig. 11.1. Posibilitățile de control al expresiei genelor (după Alberts ș.a., 1983)

de diferenţiere. Fosket (1994) menţionează că o concentraţie de auxină de 3 mg/l şi de citochininine de 0,02 mg/l determină diferenţierea rădăcinilor la culturile de calus provenit de la *Nicotiana tabacum*, în timp ce o concentraţie de 0,03 mg/l auxină şi 1 mg/l citochinine induc caulogeneza.

- Diviziunea inegală a celulelor constituie un alt factor ce contribuie la diferenţierea celulelor. După ce fecundarea a avut loc şi s-a format zigotul, are loc o primă diviziune inegală, perpendicular pe axa de polaritate (Schultz şi Jensen, 1968). Rezultă o celulă mică, bogată în citoplasmă, situată la partea superioară şi care va forma zona caulinară şi o celulă mare, cu vacuolă voluminoasă, care va forma zona radiculară. Diviziunea inegală a celulelor se constată şi în alte cazuri, ceea ce determină formarea celulelor stomatice şi a ideoblastelor.
- În prezent se consideră că celulele care se diferenţiază primesc de la celulele diferenţiate molecule-semnal diferite. Aceasta se datoreşte faptului că se modifică legăturile simplasmice. Astfel, celulele embrionului de crucifere au un simplasm unic. Ulterior acesta este separat, plasmodesmele fiind biodegradate printr-un proces de proteoliză (Ehlers, 1996). Astfel, în numeroase cazuri, ţesuturile diferenţiate nu mai sunt legate simplasmic prin plasmodesme. Epiderma este izolată de hipodermă, perii epidermali de celulele epidermice, celulele stomatice de celulele anexe etc. (McLean, 1997). Această izolare, cât şi creşterea diametrului plasmodesmelor în sensul de transport al proteinelor informaţionale poate să asigure transmiterea informaţiei de la celula diferenţiată la cele în curs de diferenţiere. Astfel, una din celulele rezultate din diviziunea cambiului va primi molecule-semnal de la celulele floemului şi alta de la cele ale xilemului, ceea ce determină ca sensul procesului de diferenţiere să fie diferit.

Programul genetic pentru diferenţiere nu este activ în toate etapele de viaţă ale plantelor, respectiv ale celulelor. Astfel, Romberger ş.a. (1993) consideră că în timpul diviziunii celulelor faza M este faza de represie completă a genelor şi după mitoză are loc, probabil, depresia acestora.

În diferenţierea celulelor un rol important îl are şi citoscheletul care serveşte ca transmiţător, transductor şi efector pentru diferite semnale din celulă. Actina şi tubulina sunt cele mai active elemente ale citoscheletului care se pot rearanja rapid în citoschelet, sub influenţa semnalelor provenite din celule. Aceste modificări au efecte asu-

pra migrării nucleului, curenţilor citoplasmatici, diviziunii, biosintezei pereţilor celulari, asupra proceselor de secreţie şi a transmiterii semnalelor transmembranale.

11.1.2. Dezvoltarea reproductivă

Dezvoltarea reproductivă reprezintă un proces natural, caracteristic pentru plantele fanerogame, care asigură înmulţirea pe cale sexuată. Înflorirea este rezultatul unui proces perfect coordonat, care are loc la realizarea maturităţii de înflorire (Guyader, 1987). Nu se cunoaşte însă până în prezent care este "orologiul intern" ce stabileşte momentul în care plantele realizează maturitatea de înflorire.

Florile se formează din transformarea meristemului caulinar într-un primordiu floral. Această transformare se desfăşoară în două etape: inducţia florală prin care se determină activarea genelor înfloririi şi evocarea florală, care constă în procese de biosinteză şi diviziuni celulare, situate în meristemul în care a avut loc inducţia florală.

Transformările menţionate au loc la sfârşitul perioadei de tinereţe, când plantele realizează capacitatea de a înflori. Procesele respective sunt coordonate genetic prin expresia secvenţială şi etapizată a genelor specifice. Acestea au fost identificate în *Arabidopsis* şi *Antirrhinum* şi fac parte dintr-o familie de gene reglatoare denumite MADS-box. În timpul diferenţierii organelor generative a fost identificată următoarea etapizare a expresiei genelor:

În prima etapă, sub influenţa factorilor ambianţi sau a factorilor interni, se manifestă expresia genelor înfloritului, care determină transformarea meristemului vegetativ în meristem floral.

În etapa a doua are loc expresia genelor care menţin identitatea meristemului floral. În cazul în care expresia acestor gene nu se manifestă, meristemul revine la starea vegetativă.

În etapa a treia are loc expresia genelor identităţii primordiilor florale, respectiv a organelor florale.

În ultima etapă se manifestă genele cu acţiune tardivă, care controlează dezvoltarea ovulului.

Inducţia florală

Reprezintă procesul prin care se formează un mesager biochimic complex, sub acţiunea factorilor ambianţi inductivi, mesager ce poate determina expresia genelor înfloritului.

Factorii din mediul înconjurător care au acţiune inductivă sunt: temperatura coborâtă (grâul de toamnă), temperatura ridicată (lalele), fotoperioadele scurte (loboda), fotoperioadele lungi (porumbul) etc. În funcţie de specie, inducţia florală poate fi determinată de un singur factor sau de acţiunea combinată a mai multor factori (Mazliak,1982).

Situsurile de recepţie a factorilor ambianţi diferă. Astfel, acţiunea temperaturii este recepţionată direct de meristem, în timp ce durata fotoperioadei este recepţionată de frunzele cu maturitate medie. Acţiunea factorilor inductivi determină formarea unor mesageri chimici, care reprogramează aparatul genetic, determinând expresia genelor înfloritului.

Hormonii şi nutriţia plantelor prezintă o importanţă deosebită ca urmare a faptului că pot stimula sau inhiba acest proces.

Vernalizarea este definită de Chouard (1960) ca o accelerare a capacităţii de înflorire sub acţiunea temperaturilor coborâte, pozitive. Expunerea la temperaturi de vernalizare scurtează faza vegetativă şi reduce numărul de frunze. Acest proces prezintă o curiozitate prin faptul că transmiterea excitaţiei şi inducţia florală se face în perioada rece a anului, iar manifestarea acesteia prin înflorire se face în sezonul cald.

Procesul de vernalizare a fost descris în New American Farm Book în anul 1849, iar Gassner (1918) a studiat vernalizarea cerealelor. În anul 1920 Lâsenko a denumit acest proces iarovizare, iar în perioada 1934–1950, Gregory şi Nora Purvis au studiat procesul de vernalizare la *Secale cereale*.

Schwabe (1971) consideră că vernalizarea şi repausul mugural reprezintă două manifestări diferite ale aceloraşi condiţii ambiante. Temperatura optimă pentru vernalizare, de cele mai multe ori, este similară cu cea care induce repausul mugural sau aclimatizarea la temperaturi coborâte. Roberts (1990) menţionează că temperatura de vernalizare şi de aclimatizare este comună şi se pare că gena vrn 1, recesivă la creştere în perioada de iarnă, poate acţiona ca o genă dominantă în aclimatizarea la temperaturi coborâte.

În funcţie de răspunsul plantelor la temperaturile termoinductive, acestea pot fi clasificate în plante cu vernalizare obligatorie, plante fără exigenţe exprese la vernalizare şi plante indiferente.

Plantele anuale de vară, aşa cum sunt tomatele, nu necesită tratamente termice cu temperaturi coborâte, pentru a parcurge întreg ciclul vital.

Seminţele plantelor anuale de toamnă germinează toamna devreme şi parcurg perioada de iarnă ca plantulă. De obicei, temperaturile coborâte sunt facultative. Aşa este cazul cerealelor de toamnă care înfloresc fără vernalizare în faza în care au 16–25 frunze, în timp ce plantele vernalizate înfloresc mai devreme, când au 7 frunze. Vernalizarea poate avea loc în timpul formării seminţei, maturării, germinării, dar mai frecvent în faza de plantulă. După Metger (1988), vernalizarea grâului de toamnă se face mai frecvent în faza de plantulă sau în faza de sămânţă umectată.

Plantele bienale, ca de exemplu sfecla, morcovul, conopida etc., ca şi numeroase plante perene, necesită vernalizarea pentru a realiza capacitatea de înflorire. Durata de expunere la temperaturi coborâte variază în funcţie de specie, de la câteva săptămâni la câteva zile. Astfel, durata de vernalizare a grâului de toamnă este de 1–2 luni, iar temperatura optimă pentru acest proces variază între 1 şi 2 °C.

Temperatura de vernalizare variază în funcţie de specie între 0 °C şi 7–10 °C. Dacă temperaturile nu se încadrează în limitele optime, efectul vernalizării poate fi anulat.

Plantele lemnoase necesită, în general, expunerea la temperaturi coborâte pentru a putea înflori (Chouard, 1960). Fac excepţie *Castanea sativa* şi *Syringa vulgaris*, la care mugurii florali se formează în anul în care înfloresc. La speciile lemnoase se consideră că inducţia florală este şi rezultatul corelaţiilor dintre organe. În ansamblul de influenţe corelative, o importanţă deosebită au frunzele în creştere, mugurii şi lăstarii. În general, frânarea procesului de creştere este corelat cu realizarea inducţiei florale.

Plantele legumicole anuale înfloresc mai devreme dacă sunt expuse la o vernalizare scurtă (Thompson, 1953).

Situsurile de percepţie ale temperaturilor coborâte sunt situate în meristemele caulinare ale plantelor. Temperaturile coborâte stimulează biosinteza unui mesager chimic, care a fost denumit *vernalin* (Melchers, 1939). Acest "hormon de înflorire" nu a putut fi izolat şi analizat, motiv pentru care în prezent se consideră că mesagerul chimic este reprezentat de un complex de substanţe care se găsesc în mod normal în ţesuturile plantelor şi determină expresia genelor înfloritului din celulele meristemului vegetativ (Naylor, 1984). Astfel, în plantele de grâu au fost identificate genele Vrn 1 şi Vrn 2 în cromozomii 5 A şi 5, iar în plantele de porumb s-au pus în evidenţă 2 gene: ZAG 1 şi ZAG 2, a căror expresie determină inducţia florală (Schmidt ş.a., 1993). În *Arabidopsis* s-au găsit 11 loci care intervin în

acest proces. Genele FLORICAULA din *Antirrhinum* şi LEAFY din *Arabidopsis* reglează formarea meristemului floral.

Starea de vernalizare se poate transmite de la o celulă-mamă la celulele-fiice prin altoire.

Termoperiodismul reprezintă procesul prin care plantele dobândesc capacitatea de înflorire, în urma expunerii la temperaturi ridicate.

Plantele la care inducţia florală se realizează sub influenţa temperaturilor ridicate şi valorile acestor temperaturi sunt următoarele:

Allium cepa — 13 °C
Narcissus poeticus — 13–20 °C
Gladiolus colvillii — 15–20 °C
Amarillis vittata — 23 °C
Hyacinthus orientalis — 34 °C
Tulipa sp. — 30 °C şi apoi 20 °C
Hortensia spp. — 15–18 °C

În cazul bulbilor de *Tulipa*, inducţia florală se realizează înainte de veştejirea frunzelor, iar expunerea în continuare la temperaturi cuprinse între 20 şi 30 °C stimulează formarea primordiilor florale la muguri. Florile se formează doar în cazul bulbilor cu dimensiuni mari, care au realizat maturitatea de înflorire şi care au o cantitate suficientă de substanţe de rezervă pentru a susţine evocarea florală.

La *Iris* formarea mugurilor florali are loc în timpul iernii, la temperatura de 9–17 °C, iar expunerea la temperaturi ridicate (20–30 °C) este esenţială pentru înflorire.

Fotoperiodismul reprezintă reacţia plantelor la durata perioadei de întuneric şi lumină din timpul ciclului de vegetaţie.

Semnificaţia duratei de iluminare (fotoperioadă) asupra inducţiei florale a fost evidenţiată de Garner şi Allard (1920), care au constatat că unele plante înfloresc numai în perioade specifice ale duratei de iluminare. Astfel, soiul *Maryland Mammoth* de *Nicotiana tabacum* înfloreşte numai în condiţii de zi scurtă (8–10 ore de lumină).

Faza de lumină este denumită *fotoperioadă* sau *lumenoperioadă*, iar faza de întuneric *nictiperioadă*. În general, plantele de zi scurtă au fotoperioada cu durata mai mică decât nictiperioada şi cele de zi lungă au fotoperioada mai mare decât nictiperioada (14 ore de lumină).

Ciclul fotoperiodic care corespunde cu cerinţele plantelor şi este capabil să determine inducţia florală este denumit *ciclu fotoinductiv*.

În funcţie de răspunsul plantelor la fotoperioadă, se disting următoarele grupe:

- *plante de zi scurtă* (nictiperiodice), la care inducţia florală are loc numai în condiţii de fotoperioade scurte sau este accelerată de acestea. La aceste specii controlul înfloririi este determinat de durata obscurităţii minime;
- *plante de zi lungă* la care inducţia florală are loc numai în condiţii de fotoperioade lungi sau este accelerată de acestea;
- *plante ambiperiodice* la care inducţia florală are loc în condiţii de fotoperioade lungi sau scurte şi nu la durate intermediare;
- *plante intermediare* la care inducţia florală are loc numai în unele limite restrânse de lungime a fotoperioadei (ex. între 12 şi 14 ore la trestia pentru zahăr);
- *plante neutre* din punct de vedere fotoperiodic, la care inducţia florală nu este reglată de lungimea fotoperioadei.

Mohr şi Schopfer (1995) menţionează că plantele percep durata fotoperioadei măsurând durata întunericului, care trebuie să depăşească sau să fie mai mică faţă de o valoare critică.

Întreruperea perioadelor lungi de întuneric inhibă inducţia florală la plantele de zi scurtă, în timp ce la plantele de zi lungă nu se manifestă acest efect. Întreruperea fotoperioadelor lungi nu are efect asupra inducţiei florale atât la plantele de zi scurtă, cât şi la cele de zi lungă.

În cazul plantelor lemnoase, durata fotoperioadei determină inducţia florală numai la câteva specii. Astfel, fotoperioadele scurte stimulează inducţia florală la *Coffea arabica* şi *Larix decidua*, iar cele lungi la *Betula pendula*. Pentru cele mai multe specii lemnoase principalul factor care determină acest proces îl constituie intensitatea luminii (Sebaneck, 1992).

După Metzger (1988), unele plante tropicale sunt strict fotoperiodice. Acestea pot răspunde la modificări ale duratei fotoperioadei mai mici de 15 min.

Frunzele sunt organele de percepere a inducţiei fotoperiodice, iar mugurii sunt organele de răspuns. Frunzele cu maturitate medie reacţionează mai bine la acţiunea fotoperioadei comparativ cu cele senescente. De asemenea, nu toată suprafaţa foliară este necesară pentru inducţia fotoperiodică. De exemplu, la *Xanthium pennsylvani-*

cum este suficient o frunză sau numai o parte din ea de maximum 2 cm^2, pentru a realiza acest proces.

În timpul expunerii la o fotoperioadă corespunzătoare, la nivelul frunzelor are loc formarea unui mesager chimic, care este condus prin vasele liberiene, la meristemele apicale. Aceasta este dovedită de faptul că o plantă defoliată nu înfloreşte, chiar dacă este expusă la o fotoperioadă corespunzătoare. Inducţia florală la o plantă defoliată se poate realiza prin injectarea unor extrase, provenite de la plantele aflate în faza de înflorire sau prin altoirea plantelor fotoinduse, folosindu-se portaltoi neinductivi. Astfel, s-a altoit *Nicotiana tabacum*, plantă de zi scurtă cu *Nicotiana sylvestris*, plantă de zi lungă. Indiferent care din aceste plante a primit fotoperioada inductivă, dacă a fost altoită pe cealaltă plantă, aceasta din urmă înfloreşte. Altoirile de acest fel s-au realizat şi între plante neutre şi plante cu reacţie fotoperiodică şi au condus la concluzia că la toate plantele există un mesager chimic (hormonal) al inducţiei florale.

Un alt argument în sprijinul teoriei mesagerilor chimici este furnizat de circulaţia acestora prin plante. Chouard a constatat că îndepărtarea frunzelor la specia *Xanthium pennsylvanicum* la sfârşitul nictiperioadei are ca efect menţinerea plantei în stare vegetativă. Dacă îndepărtarea se face după 16 ore de la sfârşitul nictiperioadei corespunzătoare, plantele înfloresc, iar dacă îndepărtarea se face după 24, 34 sau 48 de ore, plantele înfloresc mai repede.

Extractele în etanol obţinute din frunzele de *Xanthium pennsylvanicum* aflat în fenofaza de înflorire, aplicate pe frunzele de *Xanthium* care nu au fost expuse la fotoperioade inductive, au provocat înflorirea, ceea ce constituie o altă dovadă în sprijinul mesagerilor chimici. Chailachyan (1937) consideră că în cazul inducţiei fotoperiodice se formează un hormon ipotetic: florigen, care, după Zeevaart (1963), este transportat prin vasele liberiene spre meristemele vegetative. Prezenţa acestui hormon nu a putut fi însă pusă în evidenţă.

La plantele nictiperiodice, în cele mai multe cazuri, o zi scurtă, urmată de o zi lungă, duce la anularea completă a inducţiei florale. Probabil că, în timpul hemeroperioadei, se sintetizează în frunze inhibitori, care neutralizează efectul mesagerilor chimici sau împiedică sinteza acestora, aşa cum a constatat Guttrige (1959) prin experienţele efectuate cu *Fragaria ananassa*. Două plante legate prin stoloni, din care una a fost expusă la fotoperioadă lungă şi cealaltă la fotoperioadă scurtă, nu au înflorit din cauza faptului că din prima

plantă s-a transmis un inhibitor către cea de a doua, ţinută la fotoperioada inductivă.

Acţiunea inhibitoare a frunzelor ţinute în condiţii neinductive asupra înfloritului s-a constatat şi la plantele de *Hyoscyamus niger*.

Inducţia florală este condiţionată de numărul de fotoperioade inductive şi se realizează după legea: tot sau nimic, în sensul că o plantă dacă a primit numărul fotoperioadelor inductive necesare, va înflori, chiar dacă apoi va fi expusă la fotoperioade neinductive.

Spre deosebire de vernalizare, la care nu apare nici o modificare în timpul expunerii la temperaturi coborâte, fotoperiodismul este urmat de formarea primordiilor florale. De exemplu, în cazul genului *Triticum* pe parcursul a 20 de fotoperioade inductive se diferenţiază primordiile spicului.

Intensitatea luminii necesară pentru răspunsul fotoperiodic este mică şi variază între 20 şi 30 lx. Din această cauză, procesul de fotoperiodism este considerat ca un proces de energie slabă, spre deosebire de fotosinteză. Cu toate că răspunsul fotoperiodic se realizează la intensităţi luminoase mici, intensificarea acesteia de 10 ori (de la 5 W/m^2 la 50 W/m^2) determină scurtarea perioadei de inducţie florală de 5 ori.

Recepţia luminii şi precizarea duratei fotoperioadei inductive este determinată de frunze cu ajutorul fitocromilor. Aceste substanţe prezintă o formă inactivă, care are un maximum de absorbţie la lungimea de undă de 660 nm şi o formă activă cu maximum de absorbţie la 730 nm *(Fig. 11.2.)*.

La lumină, fitocromul inactiv trece în forma activă, iar la întuneric, forma activă este descompusă sau modificată, regenerându-se forma inactivă în cca 2 ore.

Recepţia de către fitocrom a radiaţiei luminoase cu două lungimi de undă face posibilă precizarea modificărilor de calitate a luminii, pe parcursul fotoperioadei, iar modificarea raportului dintre fitocromul activ şi inactiv permite măsurarea duratei fotoperioadei. Valoarea acestui raport se modifică pe parcursul zilei, având o valoare maximă la amiază (1,78) şi scade la valori subunitare (0,85) seara (Lange şi colab., 1981).

Fitocromul activ stimulează inducţia florală la plantele de zi lungă, iar fitocromul inactiv, la cele de zi scurtă. Fitocromul este capabil să inducă modificarea expresiei genelor, pot acţiona la nivelul transcripţiei şi al translaţiei şi pot afecta activitatea a cca 60 de enzime. După o fotoperioadă specifică se constată creşterea concentraţiei

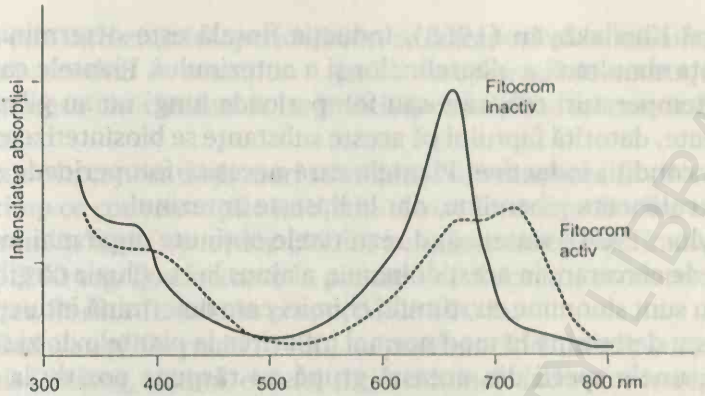


Fig. 11.2. Spectrul de absorbţie a luminii de către fitocromi

de ARN, a numărului de poliribozomi, iar ARNm îşi schimbă spectrul (Sebaneck, 1992).

În prezent se acceptă ideea că expunerea frunzelor la o fotoperioadă specifică determină formarea unui mesager chimic complex, care este transportat spre meristemul vegetativ, unde determină expresia genelor fotoperiodismului. O astfel de genă, numită "lumini-dependens", a fost identificată în *Arabidopsis*.

Fotoperiodismul este considerat ca o adaptare genetică a plantelor pentru precizarea perioadei de înflorire, în zonele în care există alternanţa de sezoane.

Hormonii influenţează în mod diferit inducţia florală, în funcţie de momentul (faza) în care acţionează, natura lor şi specie. Astfel, Heller (1985) menţionează că auxina are un efect inhibitor în primele două zile de inducţie florală şi un efect stimulator în următoarele două zile.

Acidul abscisic şi auxinele stimulează inducţia florală la plantele de zi lungă şi o inhibă la cele de zi scurtă. Etilena inhibă inducţia florală la plantele de zi scurtă, în timp ce citochininele stimulează inducţia numai la unele specii (Purohit, 1987).

Giberelinele asigură controlul fotoperiodic al inducţiei florale la plantulele de spanac, aflate în faza de rozetă (Wu ş.a., 1996).

În cazul speciilor pomicole, aşa cum este *Malus*, giberelinele inhibă inducţia florală. Difuzia giberelinelor din seminţe în anii cu producţie mare de fructe este cauza inhibării inducţiei florale şi a apariţiei periodicităţii în rodire. Rolul auxinelor şi al citochininelor în procesul de inducţie florală la pomi nu este bine precizat (Faust, 1989).

După Khailakhyan (1968), inducţia florală este determinată de prezenţa simultană a giberelinelor şi a antezinului. Plantele care necesită temperaturi coborâte sau fotoperioade lungi nu au gibereline suficiente, datorită faptului că aceste substanţe se biosintetizează numai în condiţii inductive. Plantele care necesită fotoperioade scurte conţin suficiente gibereline, dar le lipseşte antezinul.

Naylor (1984), sintetizând rezultatele obţinute după mai mult de 25 ani de cercetare în acest domeniu, a ajuns la concluzia că giberelinele nu sunt sinonime cu stimulii chimici care determină inducţia florală şi nu determină în mod normal înflorirea la plantele de zi scurtă. Totuşi, unele specii din această grupă au răspuns pozitiv la tratament. De asemenea, giberelinele au redus faza de juvenilitate la plantele sensibile la fotoinducţie şi presupune că stimulează inducţia florală în mod indirect, prin producerea unui alt factor stimulator.

În cazul plantelor unisexuate hormonii au un rol important în diferenţierea sexelor. Purohit (1987) menţionează că diferenţierea sexelor la plantele unisexuate este explicată prin trei ipoteze:

- *endogenă*, care susţine rolul aparatului genetic în diferenţierea sexelor;
- *exogenă*, după care sexele sunt determinate de alţi factori;
- *ectoendogenă*, care admite rolul ambilor factori în diferenţierea sexelor.

După Heslop Harrison (1972), diferenţierea sexelor este determinată de sensibilitatea meristemelor apicale la acţiunea factorilor interni şi externi, în diferite etape ale ontogeniei. În această privinţă are o mare importanţă determinarea perioadei critice de diferenţiere a apexului, adică perioada optimă în care poate fi influenţată expresia sexelor, prin modificarea factorilor ambianţi (ex. fotoperioadă) sau hormonali. Molotkovski (1960) apreciază că factorii din mediul înconjurător pot perturba legătura dintre frunze şi rădăcini, cu influenţe asupra formării sexelor.

Acţiunea hormonilor asupra expresiei sexelor variază în funcţie de concentraţia acestora şi de factorii ambianţi. În condiţii de fotoperioadă lungă şi conţinut ridicat de gibereline se formează flori mascule, în timp ce în condiţii de fotoperioade scurte şi conţinut redus de gibereline, se formează flori femele, la plantele de *Cucumis* (Astmon, 1968).

Giberelinele se biosintetizează în frunze şi sunt transportate în muguri unde prin intermediul unui receptor influenţează expresia genelor, determinând modificarea sexelor (Purohit, 1987). În ceea

ce priveşte influenţa fotoperioadelor, se consideră că se manifestă tot prin intermediul hormonilor. Astfel, fotoperioadele scurte stimulează sinteza citochininelor în rădăcini, care induc formarea florilor femele.

Auxina în concentraţii mari stimulează diferenţierea florilor femele, în timp ce concentraţiile mici stimulează formarea florilor masculi. Chrominski şi Copcewicz (1972) au constatat că tratamentele cu Ethrel (200 mg/l), efectuate la plantele de *Cucumis,* au determinat, formarea florilor femele în proporţie de 100 %.

Cailachyan şi Khryanin (1980) au precizat că în cazul plantelor de *Canabis* (dioice), auxina, etilena şi citochininele induc formarea florilor femele, iar giberelinele, a celor mascule.

În ceea ce priveşte rolul acidului abscisic în diferenţierea sexelor, nu sunt date suficiente pentru a trage concluzii.

Factorii de mediu: fotoperioada, calitatea luminii, temperatura, nutriţia minerală, umiditatea solului şi compoziţia gazoasă a aerului influenţează expresia sexelor, aşa după cum rezultă din *figura 11.3.*

Nutriţia prin nivelul fertilizării nu modifică inducţia florală, dar influenţează numărul de flori care se formează.

În cazul pomilor, fertilizarea abundentă cu îngrăşăminte azotate determină creşteri vegetative mari, dar numărul de flori formate este mic. Aceste simptome se constată când raportul carbon/azot este mai mic de 10–12.

În general, se poate aprecia că nutriţia plantelor este un factor care favorizează înfloritul, furnizând substanţele nutritive necesare pentru evocarea florală.

La cele mai multe specii inducţia florală se realizează numai cu participarea mai multor factori inductivi.

Imposibilitatea punerii în evidenţă a substanţelor hormonale ipotetice: vernalin şi florigen a determinat ca în prezent să se accepte ipoteza că factorii inductivi stimulează formarea unui mesager chimic complex care determină activarea genelor din meristemul vegetativ *(Fig. 11.4.).* Astfel, zaharoza sintetizată în frunzele expuse la fotoperioada specifică reprezintă substrat respirator pentru meristemul vegetativ şi în acelaşi timp şi mesager chimic pentru toate organele plantelor. Acest mesager determină biosinteza în rădăcini a citochininelor, care sunt transportate spre frunze sub formă glicozidică. La nivelul acestui organ se formează un mesager chimic complex alcătuit din: citochinine, hormoni steroizi, zaharoză şi calciu, care este transportat spre meristemele vegetative, unde determină

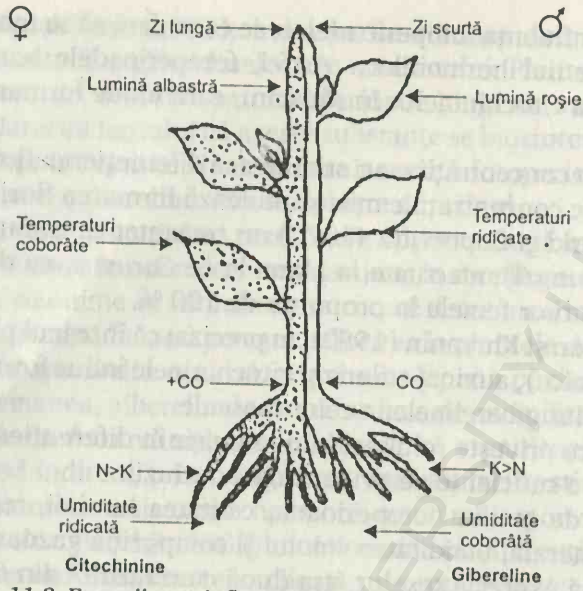


Fig. 11.3. Factorii care influenţează expresia sexelor la plante

expresia genelor înfloririi şi, respectiv, inducţia florală (Bernier ş.a.,1993).

Acţiunea mesagerilor chimici determină depresia sau activarea genelor care controlează procesul de tranziţie de la meristemul vegetativ spre cel floral, denumite "genele înfloritului" şi care au fost puse în evidenţă în *Arabidopsis, Antirrhinum, Pisum* etc.

Mazliak (1982) consideră că genele înfloritului se află în stare inactivă, probabil blocate. La specia *Silene armeria*, blocajul poate fi înlăturat parţial prin acţiunea genelor dominante, în timp ce la *Pisum sativum*, genele dominante determină blocarea şi mai puternică a genelor înfloritului.

Vallesniak (citat de Mazliak, 1982) presupune că ar putea exista şi gene care ar determina sinteza unor substanţe inhibitoare ale înfloritului, dar existenţa lor nu a putut fi dovedită.

Momentul în care are loc inducţia florală variază în funcţie de specie. Astfel, la cerealele de toamnă, inducţia florală are loc în timpul iernii. La cele mai multe specii pomicole cu frunze căzătoare, perioada inductivă este situată la sfârşitul creşterii mugurilor. Astfel, la cais şi cireş, inducţia florală are loc după recoltarea fructelor, în luna iunie. În cazul alunului care are flori monoice, inducţia florilor femele are loc la sfârşitul lunii mai, iar pentru cele mascule în prima

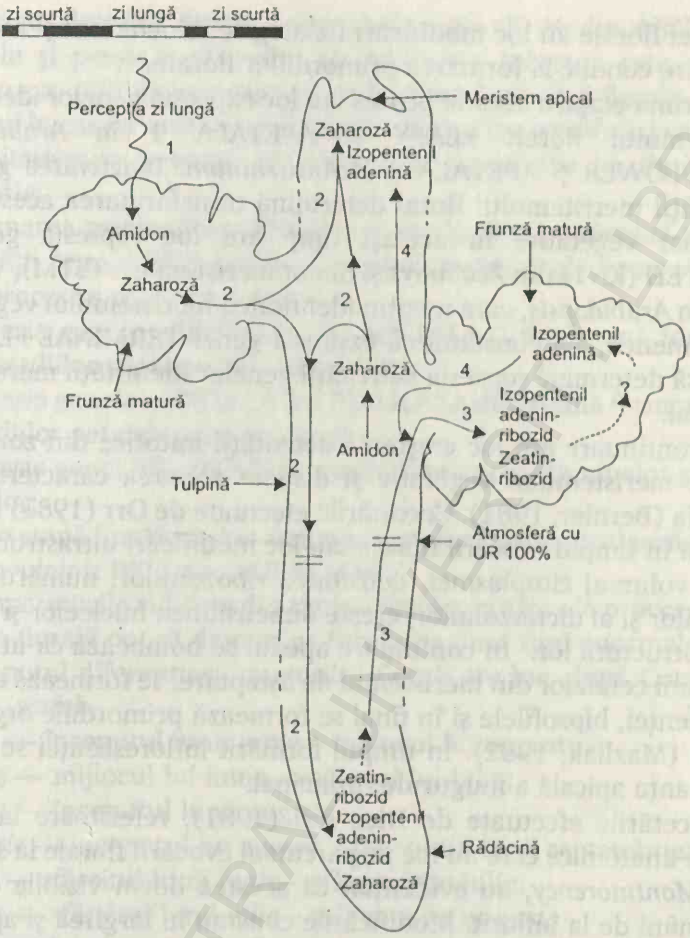


Fig. 11.4. Schema formării mesagerului biochimic complex sub influenţa factorilor inductivi (după Bernier, 1973)

jumătate a lunii iulie, iar înflorirea are loc în anul următor. Inducţia florală la plantele citrice are loc iarna, în timp ce la castanul comestibil, care înfloreşte vara târziu, inducţia florală se realizează în acelaşi an cu înflorirea.

Evocarea florală

După ce semnalul pentru inducţia florală a fost primit de celulele receptoare din meristemele vegetative, aparatul genetic este reprogramat pentru producerea de structuri florale. În această etapă, denumită "evocare florală", în meristemul caulinar care a fost expus

inducţiei florale au loc modificări fiziologice, biochimice şi morfologice, care conduc la formarea primordiilor florale.

În prima etapă a acestui proces are loc expresia genelor identităţii meristemului floral: LEAFY şi APETALA 1 în *Arabidopsis*, CAULIFLOWER şi APETALA 2 în *Antirrhinum*. Inactivarea genelor identităţii meristemului floral determină transformarea acestuia în meristem vegetativ. În acelaşi timp are loc represia genelor: KNOTTED (KN1) din *Zea mays* şi Shoot meristemless (STM), WUS şi LCV din *Arabidopsis*, care menţin identitatea meristemului vegetativ. De asemenea, s-a constatat că expresia genei TERMINAL FLOWER poate să determine represia activităţii genelor identităţii meristemului floral.

În continuare are loc creşterea activităţii mitotice din zona centrală a meristemului vegetativ şi dispare zonarea caracteristică a acestuia (Bernier, 1981). Cercetările efectuate de Orr (1981) au precizat că în timpul evocării florale au loc modificări ultrastructurale: creşte volumul citoplasmei, densitatea ribozomilor, numărul mitocondriilor şi al dictiozomilor, creşte dimensiunea nucleelor şi se modifică structura lor. În continuare apexul se bombează ca urmare a diviziunii celulelor din meristemul de aşteptare, se formează axul inflorescenţei, hipsofilele şi în final se formează primordiile organelor florale (Mazliak, 1982). În timpul formării inflorescenţei se pierde dominanţa apicală a mugurului principal.

Cercetările efectuate de Diaz ş.a. (1981), referitoare la modificările anatomice care au loc pe parcursul evocării florale la soiul de cireş *Montmorency*, au evidenţiat că acestea devin vizibile după 4 săptămâni de la înflorit. Modificările constau în lărgirea şi aplatizarea meristemului, după care apar 2–4 protuberanţe laterale, reprezentând primordiile bracteelor. După 7 săptămâni de la înflorit sunt evidente primordiile tuturor bracteelor, la sfârşitul verii se pot observa sepalele, petalele, staminele şi pistilul, iar înainte de căderea frunzelor, organele florale se găsesc într-un stadiu imatur.

Temperaturile ridicate din timpul fazelor critice ale procesului de evocare florală pot să determine dezvoltarea anormală a florilor.

Concomitent cu aceste transformări morfologice, au loc şi numeroase transformări biochimice. Astfel, după Bernier (1970), la plantele de *Sinapis alba* se remarcă o fază de sinteză a ARN-ului, urmată de o primă diviziune, o fază de sinteză a ADN-ului, urmată de o a doua diviziune, după care are loc iniţierea primordiilor florale. Kamaloy şi Yaldberg (1980) au stabilit că meristemele vegetative şi florale sunt

omoloage, datorită faptului că aproximativ 98 % din ARN-ul din frunzele şi petalele plantelor de *Nicotiana tabacum* este similar. Lyndon ş.a. (1983) au constatat că în timpul evocării florale, în meristemul în care a avut loc inducţia florală au loc modificări calitative şi cantitative: se acumulează 14 proteine noi şi alte 16 diminuează cantitativ.

Formarea primordiilor florale are loc în urma expresiei genelor identităţii primordiilor florale. În cazul speciei *Arabidopsis thaliana* acest proces se realizează astfel:

- expresia genelor APETALA 1 şi APETALA 2 determină formarea primordiilor sepalelor şi a petalelor;
- expresia genelor APETALA 3 şi PISTILATA determină formarea primordiilor petalelor şi a staminelor;
- expresia genei AGAMOUS determină formarea staminelor şi a carpelelor;
- într-o etapă finală are loc acţiunea genelor care controlează formarea ovulelor: BELL sau SUPERMAN.

Temperaturile ridicate din timpul fazelor critice ale procesului de evocare florală pot să determine formarea unor flori anormale.

Începutul diferenţierii mugurilor florali are loc, după Couranjou (1983), astfel:

Cais — începutul lunii iunie – mijlocul lui august;
Cireş — mijlocul lui iunie – mijlocul lui iulie;
Vişin — începutul lunii august;
Piersic — începutul lui august – începutul lunii septembrie;
Măr — sfârşitul lunii iunie – sfârşitul lui iulie;
Prun — sfârşitul lunii iulie – mijlocul lui august.

Diferenţierea mugurilor florali este terminată în perioada : februarie–aprilie pentru nuc, mai pentru castan şi viţa de vie, septembrie pentru căpşun şi octombrie pentru zmeur.

Intervalul dintre începutul şi sfârşitul diferenţierii mugurilor florali variază în funcţie de specie între: 48 şi 66 zile la prun, 54–65 zile la piersic, 56–100 zile la vişin şi 86–112 zile la cireş.

Formarea mugurilor florali poate să aibă loc fără întrerupere, pe tot parcursul perioadei de vegetaţie, aşa cum este cazul la trandafiri sau într-un anotimp specific. La aceste specii mugurii florali se formează primăvara, iar înflorirea are loc în funcţie de specie, primăvara (ghiocei), vara (crin) sau toamna (crin de toamnă).

Mugurii florali ai pomilor fructiferi parcurg perioada de iarnă în stare de repaus vegetativ, pentru ca primăvara să dea naştere la flori,

care în urma procesului de polenizare şi fecundaţie formează fructe şi seminţe.

Dezmuguritul, respectiv înfloritul, necesită acumularea unei anumite sume a temperaturilor active. Temperatura activă este de 6 °C pentru cais, 8 °C pentru măr şi păr, 10 °C pentru viţa de vie. Înflorirea este condiţionată de realizarea unui număr de ore cu temperaturi active, număr ce variază în funcţie de specie şi soi.

Diferenţele dintre nivelul şi suma temperaturilor active necesare pentru înflorirea diferitelor specii determină eşalonarea înfloririi în timp. Înflorirea celor mai multe specii are loc o dată pe an şi un număr mai mic de specii înfloresc fără întrerupere, pe tot parcursul perioadei de vegetaţie (ex. *Rosa*).

Polenizarea la cele mai multe specii de angiosperme se realizează alogam. La aceste specii se întâlnesc frecvent adaptări care împiedică autopolenizarea, aşa cum este cazul la plantele dihogame protandre la care se maturează mai întâi staminele (*Umbelliferae, Liliaceae*) sau la cele dihogame protogine la care se maturează mai întâi gineceul (*Cruciferae, Rosaceae*). Polenizarea indirectă este caracteristică şi pentru plantele unisexuat dioice (*Canabis*), unisexuat monoice, heterostile sau cu incompatibilitate genetică.

Numeroase plante de cultură se polenizează autogam. Unele dintre acestea, cum este *Glycine,* se autopolenizează spontan, în timp ce altele, ca *Solanum lycopersicon, Phaseollus vulgaris, Pisum sativum* etc., se autopolenizează prin vibraţii.

Grăunciorii de polen au diametrul variind între 35 mm (*Myosotis*) şi 300 mm (*Hibiscus*).

Polenul este de tip bicelular, alcătuit la maturitate din două celule: vegetativă şi generativă şi de tip tricelular, la care celula generativă se divide timpuriu, astfel încât la maturitate polenul conţine trei celule (Knox, 1984).

Suprafaţa polenului este ornată specific; exina conţine sporopolenină, copolimer oxidat al carotenilor, rezistent la degradare (Brooks şi Shaw, 1976), iar intina conţine celuloze, hemiceluloze şi polimeri pectici (Hara şi colab., 1977).

Polenul este reţinut de stigmatul florilor cu ajutorul unui amestec adeziv alcătuit din arabano-galactani, monoglucide glucoproteine şi glicolipide (Clarke ş.a., 1979). Polenul care germinează eliberează proteine receptoare care permit recunoaşterea dintre polen şi stigmat, dar mecanismul acestui proces nu este bine precizat (Knox, 1984).

B.C.U. „M. EMINESCU" IAȘI
BIOLOGIE

Polenul conține 15–35 % apă, proteine, glicoproteine, glucide, pigmenți, lipide etc.(Heslop-Harrison, 1980). Polenul absoarbe apa de pe stigmat, hidratându-se după câteva secunde de la polenizare și până la 10 minute, iar germinarea începe după 45–210 minute, în funcție de specie (Pacini și Sarffati, 1976; Cresti ș.a., 1977).

Stilul și stigmatul sunt organe glandulare, al căror metabolism se adaptează temporar la procesul de polenizare. La unele specii stilul este uscat, acoperit numai cu o peliculă adezivă, la altele este acoperit cu un exudat lichid (Heslop-Harrison, 1975). Astfel, exudatul de *Gladiolus* conține: glucide (galactoză, arabinoză și cantități mici de glucoză, ramnoză și arabano-galactani), proteine, urme de lipide, galactoproteine și galactolipide. Secrețiile conțin și enzime (fosfatază acidă, pectinaze, protează), care hidrolizează substanțele complexe (Cresti ș.a., 1976).

Enzimele secretate de polen, ca de exemplu cutinază, biodegradează cuticula stigmatului, așa cum s-a constatat la *Tropeolus majus*.

Polenizarea generează un potențial de acțiune în stigmatul florilor de – 184....– 220 mV, care se propagă cu viteza de 1,3–3,5 cm/s. Aceasta determină modificări specifice în metabolismul ovarului (Fromm ș.a., 1995). Polenizarea determină și biosinteza etilenei, care în decurs de 24 ore ajunge să se acumuleze în stil până la 370 nl/ g /h.

Viteza de creștere a tubului polinic variază în funcție de specie astfel: 6 mm/min la *Tradescantia*, 12 mm/min la *Lilium*, 72–120 mm/min la *Secale* și 240 mm/min la *Zea mays* (Heslop-Harrison, 1979). Viteza de creștere este corelată cu formarea veziculelor golgiene care transportă poliglucidele necesare pentru formarea tubului polinic (Helsper ș.a., 1977), care este constituit în special din caloză.

Creșterea tubului polinic este stimulată de conținutul ridicat de auxină al stilului și de gibereline, existent în stil și ovar (Scott, 1984).

Tubul polinic este atras chimiotropic de stigmat și are lungimea maximă de 1500 mm (Liskens, 1976).

Polenizarea are ca urmare o redistribuire a substanțelor organice între stil, caliciu și corolă, iar ovarul devine locul de acumulare a acestor substanțe. În același timp, polenizarea determină stimularea procesului de biosinteză a etilenei. Astfel, stilul sintetizează 370 nl/g/h, după 24 ore de la polenizarea florilor de garoafe, iar petalele produc 110 nl/g/h, după 48 de ore de la polenizare (Larsen ș.a.,1995).

Tubul polinic este format din prelungirea intinei, care străbate exina printr-un por germinativ al polenului. Acesta străbate stilul, stigmatul şi ovarul şi pătrunde în sacul embrionar prin micropil, chalază sau prin tegumente.

Tubul polinic este constituit din caloză, care este biosintetizată de complexul Golgi şi este transportată spre capătul acestuia de către veziculele transportoare, care sunt fixate de moleculele de miozină şi se deplasează în lungul moleculelor de actină. În zona terminală a acestuia, membrana veziculei este încorporată în plasmalemă, iar conţinutul intră în constituţia peretelui tubului polinic.

Vârful tubului polinic şi nucleul vegetativ se resorb, iar nucleul generativ se divide în doi gameţi: unul fecundează oosfera care dă naştere zigotului principal, iar al doilea fecundează celula secundară a sacului embrionar, formând zigotul secundar (accesoriu).

Tubul polinic poate ajunge la ovule în 1–3 zile în funcţie de temperatura ambiantă, iar celula secundară a sacului embrionar este viabilă 3–4 zile la cireş şi 8–10 zile la căpşun. În cazul verzei, Dickson şi Roberts (1986) au constatat că adeziunea durează până la 15 minute, rehidratarea — o oră, germinarea — două ore, iar creşterea tubului polinic — trei ore.

Durata perioadei de fecundare variază cu specia, 5 minute la *Zea mays* şi *Hordeum* şi 15 zile la *Vitis* (Sebaneck,1992).

În numeroase cazuri se constată existenţa unui mecanism genetic prin care se blochează procesul de fecundare cu polen nedorit, proces cunoscut sub denumirea de "autoincompatibilitate". Acest proces este determinat de existenţa unei gene, cu multiple allele S (până la 40). În cazul în care una sau două allele ale polenului se găsesc în pistil, codifică biosinteza în tubul polinic, în stigmat sau în stil a unei ribonucleaze care determină biodegradarea ARN-ului din polen, inhibând creşterea tubului polinic. Incompatibilitatea poate fi de tip sporofitic sau gametofitic (Fosket, 1994).

Ovulele fecundate devin centre de atracţie pentru substanţele nutritive şi hormonale, ceea ce stimulează creşterea fructelor şi a seminţelor.

La toate plantele de cultură, atât anuale, cât şi bienale şi perene, frunzele, florile, fructele şi seminţele parcurg toate fazele procesului de dezvoltare pe parcursul unui an. Prin urmare, trecerea de la faza de tinereţe la cea de maturitate şi de senescenţă se face relativ rapid.

11.2. Perioada de maturitate

Maturitatea reprezintă o perioadă normală a procesului de dezvoltare a plantelor, în care se realizează însuşirile caracteristice speciei, capacitatea de înflorire şi fructificare. Realizarea fazei de maturitate în alte perioade decât cele caracteristice constituie un proces anormal şi este determinat de factorii de stres sau de atacul unor agenţi patogeni.

Maturitatea este considerată de Lieberman (1983) o fază iniţială a senescenţei, deoarece procesele fiziologo-biochimice care determină maturarea conduc în final la realizarea senescenţei plantelor.

Procesul de maturare se realizează într-o perioadă scurtă de timp, la plantele anuale şi pe parcursul mai multor ani, la plantele perene. Frunzele, florile şi fructele plantelor perene ajung însă la maturitate în fiecare an.

Procesul de maturare a frunzelor, florilor şi fructelor se desfăşoară într-un ritm lent cât acestea sunt ataşate de plante. Ritmul procesului de maturare se intensifică după detaşarea acestor organe de pe plante. Fac excepţie fructele de avocado (*Persea americana*), care nu se pot matura pe plantă, datorită substanţelor inhibitoare translocate din plantă spre fructe (Leshem, Halevy, Frenkel, 1986).

Maturarea plantelor se caracterizează prin realizarea capacităţii de înflorire şi fructificare, maturarea florilor este indicată de realizarea diametrului maxim, maturarea frunzelor corespunde cu perioada când procesul de creştere a încetat şi au un conţinut mare de clorofilă, iar maturarea fructelor coincide cu realizarea dimensiunilor maxime ale culorii, gustului, fermităţii şi aromei caracteristice.

11.2.1. Controlul procesului de maturare

Controlul procesului de maturare al plantelor este programat genetic, iar expresia genelor determină sinteza unui ARNm specific pentru biosinteza protein-enzimelor implicate în acest proces. Rattanapanone ş.a. (1977) a determinat sporirea ritmului de sinteză a ARN-ului, înainte de iniţierea procesului de maturare a tomatelor. Hulme (1954) a constatat acumularea netă a proteinelor în timpul maturării fructelor. Sacher (1973) a precizat că în procesul de maturare a fructelor este implicat un număr mare de enzime ca: poligalac-

turonază, invertază, enzimele malice, enzimele formatoare ale etilenei (EFE-enzime) etc.

Creşterea conţinutului de proteine din fructe, în perioada ce precede maturarea, reprezintă, după Abeles (1973), biosinteza protein-enzimelor implicate în acest proces, iar Rhodes (1980) a urmărit acest proces pe parcursul maturării merelor şi perelor. Analizele efectuate de Rhodes au dovedit că proteinele care se biosintetizează în timpul maturării au o greutate moleculară diferită faţă de cele existente anterior şi presupune că acestea reprezintă noile protein-enzime necesare pentru desfăşurarea procesului de maturare. Lieberman (1983) menţionează că în această etapă se biosintetizează enzimele pectice, care lipsesc din fructele nematurate.

Frenkel ş.a. (1968) au constatat că pentru maturarea normală a perelor de soiul Williams este necesară sinteza proteinelor, respectiv a protein-enzimelor implicate în acest proces. Tratamentele efectuate în etapele timpurii ale procesului de maturare cu substanţe inhibitoare ale sintezei proteinelor (ex. ciclohexemidă) a determinat inhibarea procesului de maturare şi a sintezei etilenei.

Dilley (1972) a constatat că inhibarea sintezei ARN-ului prin tratamente cu actinomicină D a determinat blocarea procesului de maturare. Aplicarea acestui tratament la fructele pe jumătate maturate nu a avut nici un efect, ceea ce a dovedit că procesul de biosinteză a ARNm şi a protein-enzimelor are loc într-o etapă timpurie a maturării. Datorită faptului că biosinteza protein-enzimelor implicate în procesul de maturare se desfăşoară în concordanţă cu informaţia genetică transmisă prin ARNm, se pune întrebarea: care este stimulul care determină modificarea informaţiei genetice şi care este orologiul biologic care încadrează acest proces în timp ?

Enzimele biosintetizate în faza de preclimacteric catalizează unele procese de biodegradare, aşa cum este cazul substanţelor pectice care alcătuiesc lamelele mediane sau biosinteza hormonilor implicaţi în procesul de maturare şi în special a etilenei.

Etilena reprezintă hormonul de maturare al plantelor, iar sensibilitatea la etilenă creşte pe parcursul procesului de maturare a fructelor (Lieberman, 1983).

Controlul procesului de maturare se realizează prin modificarea balanţei dintre hormonii stimulatori şi cei inhibitori. După Dilley (1969), controlul maturării merelor se realizează astfel: în fazele de creştere ce preced climactericul respirator, conţinutul în acid abscisic şi etilenă este redus, predominând giberelinele care stimulează

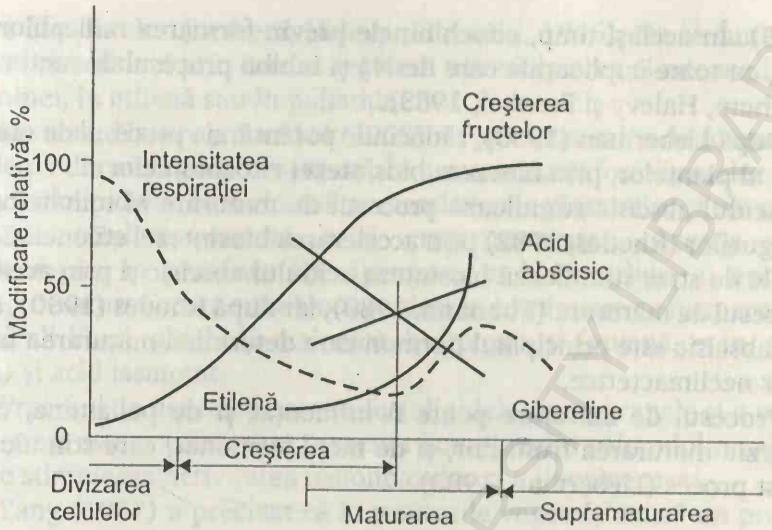


Fig. 11.5. Controlul hormonal al maturării merelor (după Dilley, 1969)

creşterea fructelor. După faza de preclimacteric, se constată acumularea etilenei şi a acidului abscisic, iar conţinutul în gibereline scade *(Fig. 11.5.)*.

Frenkel (1974) a constatat că tratamentele cu auxină aplicate la soiul de pere Williams au determinat inhibarea procesului de maturare, ceea ce a sugerat că auxinele endogene au un efect inhibitor asupra procesului de maturare şi de senescenţă a fructelor. Lieberman (1983) menţionează însă că în cazul tratamentelor cu cantităţi mici de auxină s-a constatat inhibarea procesului de maturare, în timp ce dozele mari au grăbit acest proces prin stimularea procesului de biosinteză a etilenei.

Pe parcursul procesului de maturare a perelor (Frenkel, 1974) şi merelor (Frenkel şi Dyck, 1973), s-a constatat intensificarea activităţii auxinoxidazei, ceea ce a determinat diminuarea conţinutului în auxine endogene şi stimularea procesului de maturare a acestora.

Giberelinele întârzie procesul de maturare al fructelor, determinând inhibarea biodegradării clorofilei şi a sintezei pigmenţilor carotenoizi, menţin fermitatea fructelor citrice (Hulme, 1970) şi prelungesc perioada de păstrare (Mansour, 1979).

Citochininele întârzie procesul de biodegradare a pigmenţilor clorofilieni din frunze şi stimulează diviziunea celulelor (Lieberman,

1983). În acelaşi timp, citochininele previn formarea radicalilor liberi, cu toate implicaţiile care derivă şi inhibă procesul de maturare (Leshem, Halevy şi Frenkel, 1983).

După Lieberman (1983), rădăcinile pot întârzia procesul de maturare al plantelor, prin blocarea biosintezei citochininelor.

Acidul abscisic stimulează procesul de maturare al tomatelor şi strugurilor (Rhodes, 1982) prin accelerarea biosintezei etilenei. Condiţiile de stres stimulează biosinteza acidului abscisic şi prin aceasta procesul de maturare (Thimann, 1980), iar după Rhodes (1980), acidul abscisic este principalul hormon care determină maturarea fructelor neclimacterice.

Procesul de maturare poate fi influenţat şi de poliamine, care întârzie maturarea frunzelor, şi de metil jasmonat, care stimulează acest proces (Lieberman, 1983).

11.2.2. Rolul etilenei în procesul de maturare

Etilena este o substanţă biologic activă, produsă de toate ţesuturile vegetale, principalul precursor fiind metionina, iar compuşii intermediari ai acestei sinteze sunt S-adenozil metionina (SAM) şi acidul 1-aminociclopropan-1-carboxilic (ACC). În acest ciclu biosintetic se presupune că sunt implicaţi hidroperoxizii acizilor graşi nesaturaţi, ionii de magneziu, piridoxalfosfatul şi membranele microzomiale.

ACC-sintaza este enzima care catalizează transformarea S-adenozil metioninei în acid 1-ciclopropan-1-carboxilic şi reprezintă totodată punctul nodal pentru intervenţii tehnologice, în scopul dirijării procesului de biosinteză a etilenei (Veen, 1987). Tratamentele cu substanţe chimice şi factorii ambianţi pot să influenţeze acest proces de biosinteză. Astfel, auxina stimulează activitatea ACC-sintazei şi prin aceasta biosinteza etilenei. Prezenţa complexului calmodulin-calciu, lezarea mecanică a ţesuturilor, îngheţul, stresul hidric etc. stimulează activitatea ACC-sintazei, biosinteza etilenei , stimulând procesul de maturare (Leshem, Halevy şi Frenkel, 1986). Transformarea ACC-ului în etilenă este inhibată de temperaturile coborâte, de ionii de cobalt şi de argint. După Lieberman (1983), ionii de argint previn acţiunea etilenei, probabil prin interferenţa cu receptorii acesteia.

S-adenozil metionina reprezintă nu numai precursorul etilenei, ci şi a poliaminelor (spermină, spermidină), care sunt substanţe bioreglatoare cu rol antagonist faţă de etilenă, inhibând procesul de matu-

rare al plantelor (Leshem, Halevy şi Frenkel, 1986). Nu se cunoaşte însă mecanismul prin care se reglează transformarea S-adenozil metioninei, în etilenă sau în poliamine.

Leshem, Halevy şi Frenkel (1968) au analizat calea de formare a etilenei din acizi graşi nesaturaţi. În urma acţiunii fosfolipazelor asupra fosfolipidelor care alcătuiesc membranele plasmatice şi ale organitelor celulare, rezultă acizi graşi nesaturaţi. Aceştia sunt descompuşi în prezenţa lipoxigenazei, în hidrocarburi ai acizilor graşi nesaturaţi, care sunt biodegradaţi în continuare cu formarea de radicali liberi, aldehidă malonică, hidrocarburi (etilenă, etan, pentan) şi acid jasmonic.

Procesul de descompunere a fosfolipidelor membranale şi a acizilor graşi este accelerat de prezenţa complexului calmodulin-calciu, care stimulează activitatea fosfolipazelor şi a lipoxigenazei.

Yang (1987) a precizat că în ţesuturile vegetale există un proces de autocataliză, care în cazul speciilor climacterice determină autostimularea biosintezei acestei substanţe, dar s-a pus în evidenţă existenţa şi a unui proces de autoinhibare. În acest caz ACC-ul este transformat în acid 1 (malonilamino) ciclopropan-1-carboxilic sub acţiunea enzimei ACC-malonil transferază. Etilena stimulează activitatea acestei enzime, constituind o cale prin care etilena se autoinhibă.

Mecanismul de acţiune a etilenei nu este bine precizat. Pantastico (1971) a constatat că etilena determină creşterea permeabilităţii membranelor plasmatice. Recent Yang (1987) a precizat că etilena, ca de altfel toţi hormonii, se leagă de un receptor specific, înainte de a-şi exercita acţiunea. Încă din anul 1980, Bengochea şi colab. au pus în evidenţă existenţa receptorilor specifici pentru etilenă, la *Phaseolus vulgaris*, iar Neuhoff şi Friend (1991) au făcut o sinteză a cercetărilor efectuate în acest domeniu.

Pentru a-şi exercita acţiunea sa, concentraţia etilenei trebuie să depăşească un nivel minim de prag. După Rhodes (1980), acest nivel de prag este de 0,1–0,2 ppm pentru declanşarea climactericului la fructele de *Lycopersicon esculentum* şi de 3,0 ppm la fructele de *Cucumis melo*.

Grierson (1985) consideră că etilena induce formarea unui nou ARNm, care determină sinteza unor enzime specifice. Acestea catalizează unele reacţii biochimice care însoţesc procesul de maturare. Până în prezent nu s-a precizat calea prin care etilena poate controla biosinteza ARNm.

Leshem, Halevy şi Frenkel (1986) au elaborat un nou concept asupra rolului etilenei în procesul de maturare. Autorii consideră că etilena determină trecerea de la ciclul respirator cianidin sensibil la ciclul cianidin intensiv (alternativ), în care energia rezultată din biodegradarea substanţelor de rezervă se degajă sub formă de energie calorică. În lipsa energiei biochimice (ATP), procesele de biosinteză şi în special reînnoirea proteinelor scade ca intensitate, ceea ce determină trecerea la faza de senescenţă.

Etilena fiind o substanţă gazoasă se pierde uşor în atmosferă. Sanders şi colab. (1986) au constatat că plantele superioare pot metaboliza etilena. Acest proces este catalizat de enzima monooxigenază şi are loc în prezenţa oxigenului şi a nicotinamiddinucleotid fosfatului redus.

$$C_2H_4 + O_2 + NADPH + H^+ \longrightarrow C_2H_4O + H_2O + NAD$$

Oxidul de etilenă este convertit enzimatic sau neenzimatic în etilenglicol, care cu glucoza formează β-2-hidroxietil-D-glicozid.

Etilena este produsă de toate ţesuturile vegetale. Cantitatea de etilenă produsă variază în funcţie de organ, specie, soi, grad de maturitate şi stare de sănătate.

Abdel Kader şi colab. (1985) au clasificat legumele şi fructele, în funcţie de cantitatea de etilenă produsă (ml/kg/h, la 20 °C), în 5 grupe:

- degajare foarte redusă (sub 0,1): la sparanghel, conopidă, cireşe, citrice, struguri, căpşune, frunze verzi, rădăcini, tuberculi;
- degajare coborâtă (0,01–1,0): coacăze, castraveţi, vinete, măsline, ardei, ananaşi, pepeni galbeni;
- degajare moderată (1,0–10,0): banane, smochine, tomate;
- degajare mare (10,0–100,0): mere, caise, nectarine, piersici, pere, prune;
- degajare foarte mare (peste 100,0): pasion.

În cazul produselor climacterice, biosinteza etilenei are loc în apropierea maximumului climacteric respirator. Astfel, Burg (1962) a precizat că biosinteza etilenei precede maximumul respirator la banane, coincide cu maximumul respirator la pere, avocado şi mango şi se realizează după maximumul respirator la mere şi tomate.

Abeles (1987), sistematizând rezultatele cu privire la rolul fiziologic al etilenei, menţionează următoarele efecte:

- stimulează intensitatea procesului de respiraţie;

- stimulează trecerea de la respiraţia cianidin sensibilă la cea alternativă, în care se produce foarte puţină energie biochimică;
- inhibă procesul de fotosinteză şi procesul de transpiraţie prin reducerea deschiderii stomatelor;
- diminuează conţinutul în clorofilă;
- inhibă diviziunea celulelor şi încorporarea timitidinei în acidul dezoxiribonucleic;
- intensifică activitatea următoarelor enzime: celulază, poligalacturonază, clorofilază, invertază, β-1,3-glucozidază şi etilen monooxigenază;
- creşte permeabilitatea membranelor plasmatice şi a organitelor celulare;
- induce formarea unui nou ARNm şi sinteza unor enzime specifice, implicate în procesul de maturare.

Efectele etilenei pot fi reduse prin aplicarea următoarelor măsuri tehnologice:

- absorbţia etilenei pe granule de alumină acoperite cu permanganat de potasiu;
- expunerea organelor plantelor la temperaturi coborâte sau la atmosferă cu concentraţii scăzute de oxigen şi mărite de dioxid de carbon (atmosferă controlată cu 3 % CO_2 şi 3 % O_2).
- aplicarea de tratamente cu substanţe inhibitoare a biosintezei etilenei: aminoetoxivinilglicină (0,2 mmol), acid aminooxiacetic (0,8 mmol), poliamine (spermină, spermidină), ioni de cobalt, tiosulfat de argint (200 ppm).

11.2.3. Modificări fiziologo-biochimice caracteristice pentru procesul de maturare

Procesul de respiraţie furnizează energia necesară pentru procesele de biosinteză care au loc pe parcursul procesului de maturare. În cazul fructelor şi al florilor care prezintă un climacteric respirator, intensitatea procesului de respiraţie creşte până la un maximum care corespunde cu maturitatea deplină.

În cazul ţesuturilor sau organelor plantelor cu respiraţie de tip neclimacteric intensitatea procesului de respiraţie nu poate constitui un indicator pentru realizarea fazei de maturitate.

Reînnoirea proteinelor este un proces esenţial pentru menţinerea viabilităţii celulelor. Davies (1981) a constatat că în 3–5 zile se regenerează 50 % din proteinele din frunze. Acest proces include şi

reînnoirea protein-enzimelor sau biosinteza noilor enzime implicate în procesul de maturare. Astfel, nitratreductaza se reînnoieşte în proporţie de 50 % în 4 zile în frunzele mature de *Perilla frutescens* şi în 2 zile în cele tinere (Kannangara şi Woolhouse, 1967).

Pe măsură ce procesul de maturare avansează, ritmul de reînnoire a proteinelor se reduce (Lieberman, 1983).

Membranele plasmatice şi ale organitelor celulare îşi reînnoiesc conţinutul în lipide în proporţie de 50 % , în 3 până la 22 zile (Abdelkader şi Mazliak, 1971). Cel mai intens ritm de reînnoire a lipidelor a fost determinat în membranele microzomilor, iar cel mai redus — în membranele mitocondriilor.

Determinările efectuate de Montague şi Ray (1977), la bulbii de *Alium,* au precizat că reînnoirea lipidelor membranale se face în următoarea ordine descrescândă: microzomi, dictiozomi, reticul endoplasmatic neted, nucleu, mitocondrii şi plastide.

Moore (1977) a constatat că în plantele de *Glycine* se realizează o viteză mai mare de reînnoire în cazul fosfatidilcolinei şi a fosfatidiletanolaminei.

Pe parcursul procesului de maturare, membranele plasmatice prezintă o creştere a permeabilităţii (Burzo, 1987; Stallaert, 1993). Aceasta se datoreşte peroxidării lipidelor, acţiunii etilenei, cât şi a fosfolipazelor, care catalizează biodegradarea fosfolipidelor membranale şi a lipoxigenazei care catalizează reacţia de biodegradare a acizilor graşi. În faza de tinereţe activitatea lipoxigenazei este inhibată de prezenţa substanţelor antioxidante naturale şi a superoxid-dismutazei. Activitatea fosfolipazelor şi a lipoxigenazei se intensifică însă pe parcursul procesului de maturare.

Pinsky şi colab. (1971), studiind procesul de oxidare a acidului linoleic de către extractele apoase din plante, au stabilit următoarea activitate a lipoxigenazei, exprimată în µl O_2/min/g subst. proaspătă;

Lactuca sativa – frunze	120
Spinacea oleracea – frunze	80
Fragaria x ananass	40
Pirus communis	0
Solanum melongena	4320
Ficus carica	0
Daucus carota	0
Beta vulgaris	0
Solanum tuberosum – tuberculi	4560

Apium graveolens	120
Brassica oleracea var. *botrytis*	1440

Din procesele de biodegradare a acizilor graşi rezultă hidrocarburi (etilenă), acid jasmonic şi peroxizi. Peroxizii, care sunt substanţe toxice pentru celule, sunt descompuşi în prezenţa peroxidazei şi a superoxiddismutazei.

Fermitatea ţesuturilor are o importanţă deosebită în aprecierea valorii comerciale a fructelor şi legumelor. Această însuşire calitativă este considerată ca fiind dependentă de cantitatea de protopectină din lamela mediană dintre celule, cât şi de cea a celulozei, ligninei şi suberinei care intră în constituţia pereţilor celulari.

Pe parcursul procesului de maturare, s-a constatat, pe de o parte, creşterea fermităţii ţesuturilor din seminţele de *Pisum*, din păstăile de *Phaseolus* etc. ca urmare a depunerii de celuloză, hemiceluloză şi suberină în pereţii celulari, iar, pe de altă parte, s-a constatat diminuarea fermităţii în cazul celor mai multe specii de fructe.

În cazul fructelor un rol deosebit îl au protopectinele insolubile, care constituie diminuarea fermităţii ţesuturilor din cele mai multe specii de fructe. Principala cauză a scăderii fermităţii fructelor o constituie biodegradarea enzimatică a protopectinei care constituie liantul dintre celule.

Pe parcursul procesului de maturare are loc intensificarea activităţii pectinmetilesterazei care catalizează reacţia de demetilare a acizilor poligalacturonici şi a poligalacturonazei, care catalizează reacţia de fragmentare a acizilor poligalacturonici în acizi galacturonici. Formarea acizilor galacturonici solubili în apă determină desprinderea celulelor la presiuni mici, ceea ce conduce la scăderea fermităţii fructelor în faza de maturitate.

Viteza de metabolizare a substanţelor pectice este dependentă de însuşirile speciei, a soiului şi este inhibată de temperaturile coborâte şi de atmosfera îmbogăţită în dioxid de carbon şi sărăcită în oxigen.

Seymour ş.a. (1994) au precizat că modificarea fermităţii fructelor implică nu numai modificări ale compoziţiei lamelei mediane, ci şi modificări profunde ale compoziţiei şi structurii pereţilor celulari. Astfel, cercetările efectuate la fructele de tomate au evidenţiat că enzimele pectice catalizează biodegradarea fracţiunilor pectice din pereţii celulari, galactanaza catalizează biodegradarea galactanilor, scăderea conţinutului în calciu măreşte solubilitatea substanţelor

pectice etc., toate contribuind la modificarea elementelor structurale din pereţii celulari.

Culoarea ţesuturilor organelor plantelor se modifică pe parcursul procesului de maturare, în sensul realizării nuanţei caracteristice pentru soiul sau organul respectiv.

Culoarea reprezintă unul din testele de bază pentru aprecierea gradului de maturare a fructelor şi este dată de prezenţa pigmenţilor clorofilieni şi carotenoizi. În faza de maturitate frunzele au un conţinut scăzut în caroteni, în timp ce pigmenţii carotenoizi realizează valoarea maximă. Această fază corespunde, la cele mai multe specii, cu încetarea creşterii frunzelor. Cercetările efectuate la frunzele de *Vitis vinifera* au precizat că în această fază conţinutul în caroteni variază între 13,46 şi 22,75 mg/100g, iar cel de clorofilă între 128,36 şi 269,34 mg/100 g ţesut proaspăt.

În cazul florilor, faza de maturitate corespunde cu conţinutul maxim de pigmenţi. Culoarea florilor este determinată în principal de pigmenţii antocianici, care reprezintă 50 % din totalul acestora (Goodwin, 1966). Culoarea albă este determinată de prezenţa flavonelor şi izoflavonelor, iar culoarea galbenă de prezenţa flavonelor, flavonolilor, calconelor şi auronelor. La realizarea culorii galbene a florilor contribuie şi pigmenţii carotenoizi.

În cazul florilor de *Hibiscus syriacus*, la care culoarea este determinată de prezenţa pigmenţilor antocianici, conţinutul maxim al acestora a fost determinat la maturitate (9,84 mg/100 g), iar după această fază s-a constatat diminuarea acestui conţinut (4,07 mg/100 g), precum şi schimbarea culorii în albastru, ca urmare a modificării pH-ului celular sau a copigmentării.

La florile de *Tagetes* a căror culoare este conferită de pigmenţii carotenoizi, conţinutul acestora prezintă valoarea minimă (96,40 mg/100 g), în faza de boboc şi creşte pe parcursul fazei de maturitate şi de senescenţă până la 128,74 mg/100 g.

Un caz aparte este cel al trandafirilor din specia *Rosa poliantha hybrida*, soiul Circus, care în faza de boboc are cel mai mare conţinut în pigmenţi carotenoizi şi cel mai mic în antociani (26,46 mg, respectiv, 2,11 mg/100 g), iar în faza de maturitate, conţinutul de caroteni scade (11,18 mg/ 100 g), iar cel de antociani creşte (3,15 mg/100 g).

Fructele nematurate au o culoare caracteristică, verde, datorată prezenţei pigmenţilor clorofilieni. Pe parcursul procesului de maturare, pigmenţii clorofilieni sunt biodegradaţi şi înlocuiţi cu pigmenţi carotenoizi. Astfel, în timpul maturării bananelor, conţinutul în

clorofilă scade de la 9,45 mg/ 100 g la 0 mg/ 100 g, în timp ce conţinutul în pigmenţi carotenoizi creşte de la 0,68 mg /100 g la 0,83 mg/ 100 g (Loesecke, 1949).

Scăderea conţinutului în clorofilă al fructelor, în faza de maturitate, se datoreşte activităţii clorofilazelor (Pantastico, 1975).

Culoarea complementară apare în faza de maturitate şi se caracterizează în cazul merelor Jonathan prin înroşirea fructelor pe partea expusă la soare, iar culoarea suprapusă apare sub forma unor dungi sau pete de diferite culori sau forme. Culoarea complementară şi cea suprapusă se datoresc prezenţei pigmenţilor flavonoizi.

Modificarea gustului este importantă în cazul fructelor şi al unor legume.

Senzaţia de dulce se datoreşte glucidelor solubile, glicolilor şi polialcoolilor, senzaţia de amar este dată de prezenţa substanţelor fenolice, alcaloizilor, glicozizilor etc., iar cea acidă este produsă de acizii organici şi de sărurile lor acide.

Pe parcursul procesului de maturare au loc modificări ale conţinutului în glucide, acizi organici, substanţe tanoide etc., care sunt implicate în realizarea gustului acestor produse.

Conţinutul în glucide solubile al fructelor ce nu conţin amidon realizează valoarea maximă la recoltare. Fructele care conţin amidon prezintă o uşoară creştere a conţinutului în glucide solubile şi după recoltare, ca urmare a biodegradării amidonului.

Glucidele solubile din fructe scad cantitativ după realizarea maturităţii, ca urmare a utilizării lor în procesul de respiraţie sau pentru sinteza altor compuşi organici. Există şi excepţii ca cea a strugurilor, la care se constată creşterea conţinutului în substanţă uscată solubilă şi, respectiv, în glucide, ca urmare a pierderii rapide a apei din bace şi a stafidirii lor.

Acizii organici prezintă, în general, un maximum mult înainte de recoltare. Pe parcursul procesului de maturare, acizii organici sunt metabolizaţi în ciclul Krebs, neutralizaţi sau transformaţi în alţi compuşi organici (Ulrich, 1952).

În general, fructele în care predomină acidul malic pierd mai uşor aciditatea, deoarece acidul malic este oxidat cu mare uşurinţă. Sunt oxidaţi apoi în ordinea: acidul citric şi acidul tartric.

Gustul fructelor se modifică şi în funcţie de intensitatea cu care sunt oxidate glucidele solubile şi acizii organici. La temperaturi coborâte, intensitatea procesului de oxidare a acizilor organici este mai

mare decât a glucidelor, în timp ce la temperaturi ridicate, se oxidează mai uşor glucidele.

Raportul dintre glucidele solubile şi acizii organici constituie testul practic cel mai utilizat pentru stabilirea modificării gustului (Gherghi ş.a., 1983).

În perioada ce precede maturarea acest indicator are valori mici datorită conţinutului scăzut în glucide al fructelor nematurate şi conţinutului ridicat de acizi organici. Pe parcursul maturării are loc creşterea conţinutului în glucide solubile, ca urmare a producerii lor în procesul de fotosinteză, cât şi a biodegradării amidonului depozitat în unele specii de fructe.

Ca urmare a acestor procese, raportul glucide solubile/ aciditate titrabilă creşte în faza maturităţii la: 18–29 în cazul merelor, 0,5 pentru tomate, 10 la morcovi şi 9,5–10,0 la piersici.

Gustul amar al fructelor nematurate este determinat de prezenţa substanţelor fenolice şi, în special, a derivaţilor acidului cinamic, clorogenic, chinic, cafeic, p-cumaric, ferulic şi sinapic, a antocianilor şi antocianidinelor, flavonolilor şi glucozizilor flavonici, flavonelor şi flavanonelor, cât şi a substanţelor tanoide.

Substanţele fenolice prezintă un conţinut maxim în fructele nematurate. Pe parcursul procesului de maturare aceşti compusi pot fi utilizaţi pentru sinteza altor substanţe organice, pot fi oxidate sau polimerizate (Ulrich, 1952). Ca urmare, gustul amărui dispare în faza de maturitate a acestor produse.

Modificarea pe parcursul procesului de maturare a raportului cantitativ dintre glucidele solubile, acizii organici şi substanţele fenolice conduce în final la realizarea gustului caracteristic pentru soiul sau specia respectivă.

Aroma caracteristică pentru legume şi fructe se realizează pe parcursul procesului de maturare, ca urmare a acumulării unor compuşi intermediari sau finali ai proceselor metabolice.

Legumele şi fructele nematurate nu au aromă. Pe parcursul procesului de maturare se formează compuşi cu grad diferit de volatilitate: hidrocarburi, alcooli, fenoli, aldehide, cetone, eteri, esteri, terpene, substanţe azotate, compuşi cu sulf etc. care se degajă în mediu sau se acumulează în ţesuturi specializate (uleiurile eterice).

Se remarcă faptul că substanţele ce intră în compoziţia aromelor au o compoziţie chimică foarte diferită, ceea ce implică participarea la biosinteza acestora a unor cicluri biochimice foarte diverse:

- *alcoolii* se formează din aminoacizi, prin demetilarea acizilor poligalacturonici sau ca urmare a biodegradării anaerobe a glucidelor;
- *aldehidele* se formează din alcooli, din dezaminarea şi decarboxilarea aminoacizilor, sau prin oxidarea unor aminoacizi;
- *cetonele* se formează din aminoacizi, prin dezaminare oxidativă şi decarboxilare;
- *esterii* se formează din alcooli şi acetil CoA;
- *terpenele volatile* (mircen, α-felandren, limonen, carvonă, β-pinen, geraniol, linalol, β-ironă, α-selinen, daucen etc.) se formează prin polimerizarea izoprenului.

După Hulme (1971), numărul compuşilor ce intră în alcătuirea aromei este foarte mare şi variază între: 203 compuşi la lămâi, 156 la mere, 143 la căpşune, 49 la banane etc. Dintre acestea prezintă importanţă pentru realizarea aromei caracteristice un număr redus de substanţe. Astfel, aroma caracteristică pentru diferite legume şi fructe se poate datora unei substanţe (banane, pere, lămâi, castraveţi, ardei, usturoi), unui număr mic de substanţe (mere, afine, zmeură, ţelină, tomate) sau unui număr mare de substanţe (caise, piersici, căpşune).

Principalele substanţe volatile care intră în compoziţia aromelor legumelor şi fructelor sunt prezentate în *tabelul 11.1*

Substanţele care contribuie la formarea aromei caracteristice pentru unele legume şi fructe sunt prezentate în *tabelul 11.2.* (după Nursten, 1976).

Datorită faptului că o mare parte dintre substanţele volatile care formează aroma legumelor şi fructelor rezultă din procesele de biodegradare care au loc în celule, s-a constatat existenţa unei corelaţii între intensitatea procesului de respiraţie şi formarea aromelor.

În cazul soiului de pere Williams, Romani şi Ku (1966) au constatat că intensificarea procesului de respiraţie este însoţită de sporirea cantităţii de substanţe volatile *(Fig. 11.6.)*. După realizarea maximumului climacteric, intensitatea procesului de respiraţie scade, dar cantitatea de substanţe volatile care se formează creşte în continuare, în corelaţie cu intensificarea proceselor de biodegradare specifice pentru faza de senescenţă.

Cantitatea de substanţe volatile produsă de legume şi fructe în faza de maturitate variază între 1 şi 22 mg/kg la mere, 1,2–1,8 mg/kg la banane, 17 mg/kg la castraveţi, 2–5 mg/kg la tomate, 2–3 mg/ kg la zmeură, 1,8 mg/kg la afine şi 5–10 mg/kg la căpşune (Nursten, 1970).

Aroma optimă a legumelor, fructelor şi florilor se realizează la maturitatea deplină, iar pe parcursul procesului de senescenţă se produce deteriorarea aromei sau formarea unei arome nespecifice.

Tabelul 11.1 **Principalele substanţe care intră în compoziţia aromelor legumelor şi fructelor**

Grupa de compuşi	Substanţa	Produsul horticol
Hidrocarburi	Etilenă, propilenă, etenă, pentan	Legume şi fructe
Alcooli	Metilic, etilic, propilic, izopropilic, butilic, izobutilic, amilic	Legume şi fructe
Fenoli	Acid cinamic, acid clorogenic	Fructe
	α-Hidrojuglonă	Nuci
	β-Naftol	Coacăze negre
	Apiol	Pătrunjel
	Eugenol	Banane
	Anetol	Rădăcinoase
	Miristicină	Pătrunjel
Aldehide	Etanal, propanal, octonal, nonanal, decanal, dodecanal, aldehidă benzoică	Legume şi fructe
Cetone	Acetonă	Struguri
	2-Pentenonă	Ananaşi
	2-Metil-2-hepten-6-onă	Citrice
Acizi organici	Acetic, butilic, izobutilic, caprilic, caprinic, capronic, formic, propionic, valerianic, izocrotonic, protocatehic	Legume şi fructe
Esteri	Formiat de amil, acetat de izoamil	Mere
	Propionat de etil, butirat de octil	Păstârnac
	Esterul metilic al acidului izocapronic	Ananaşi
	Metil antranilat de metil	Mandarine

Tabelul 11.1 (continuare)

Terpene	Felandrenă, terpinolen, carvonă, β-pinen, limonen, campfren	Rădăcinoase
	Mircen, citronelol, geraniol, linalol, citral, citronelal, acid geranic, daucen	Citrice
	Ironă	Agrişe
	Acid oleuropeic, acid măslinic, eriodictol	Măsline
	α-Selinen	Ţelină
	Daucen	Morcov
	Cucurbitacină	Castraveţi
	α-Bisabolen, α-farnesan, acid ursolic	Mere
	Carotal	Morcov
Substanţe azotate	Acid cianhidric	Migdale amare
	Indol	Citrice
Compuşi cu sulf	Metilmercaptan	Varză
	Sulfură de alil	Usturoi
	Disulfură de alil	Ceapă, usturoi
	Propilmercaptan	Guli, ceapă
	Tioaldehidă propionică	Ceapă
	S-Propil-cistein-sulfoxid	Ceapă
	S-Metil-cistein-sulfoxid	Ceapă

Modificările ultrastructurale care însoţesc procesul de maturare sunt mai puţin studiate şi constau în principal din:

- scăderea numărului granelor şi a tilacoidelor din cloroplaste;
- vezicularea cromoplastelor şi acumularea globulelor osmeofile de natură lipidică şi a plastoglobulelor care conţin pigmenţi carotenoizi.

Tabelul 11.2. **Substanţele care participă la formarea aromei specifice pentru unele legume şi fructe**

Produsul horticol	Substanţa
Afine	Etil-2-metilbutirat, etil-3-metilbutirat, trans-2-hexanal
Ardei	3-Izobutil-3-metoxipirazonă
Cartofi	3-Izopropil-3-metoxipirazonă
Castraveţi	Trans-2-cis-6-nonadienal
Ceapă	Tiosulfinaţi, tiosulfonaţi
Ciuperci	1-Octen-3-onă
Grepfruturi	Nootcatonă
Lămâi	Citral
Mere	Hexanal, trans-2-hexanal
Pere	Trans-2-cis-4-decadienoaţi
Struguri	Metil antranilat
Tomate	Hexanal,trans-2-hexanal, cis-3-hexanal, cis-3-hexen-1-ol, 2-izobutiltiazol
Ţelină	Cis-3-hexen-1-piruvat-3,3-butadionă
Varză	2-Propenil izotiocianat, dimetil tiosulfură
Zmeură	Cis-3-hexan-1-ol, damascenonă, 1-p-hidroxifenil-3-butanonă, α-iononă, β-iononă

11.2.4. Evoluţia procesului de maturare la fructe

Procesul de maturare nu se realizează simultan în toată masa fructelor, fapt dovedit în cazul merelor şi al perelor de evoluţia procesului de hidroliză a amidonului, în secţiunea transversală a fructelor (pusă în evidenţă prin colorarea cu o soluţie de iod în iodură de potasiu).

Întrucât biosinteza etilenei determină atât maturarea fructelor, cât şi creşterea permeabilităţii membranelor plasmatice, măsurarea conductibilităţii electrice a ţesuturilor poate să indice apariţia centrelor de maturare, cât şi evoluţia acestora; zonele cu conductibilitate electrică maximă corespunzând ţesuturilor cu gradul de maturare mai avansat (Burzo, 1986).

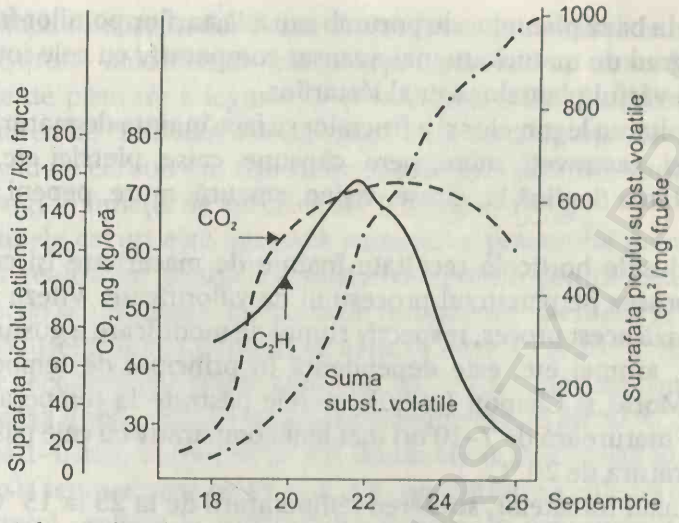


Fig. 11.6. Substanţele volatile, dioxidul de carbon şi etilena degajată de perele din soiul *Williams*, la climacteric (după Roman şi Ku, 1966)

Determinările efectuate la pere au precizat că cele mai mari valori ale conductibilităţii electrice a ţesuturilor şi deci zonele cu maturitatea mai avansată se găsesc în centrul fructului.

În cazul tomatelor nematurate, acest proces este iniţiat în mijlocul fructului, unde conductibilitatea electrică a ţesuturilor este de 600 μS. În faza de pârgă, când fructul începe să se coloreze, centrul de maturare se deplasează spre zona exterioară, înroşită, în care valoarea conductibilităţii electrice a ţesuturilor este de 840 μS *(Fig. 11.7.)*.

La castraveţi centrul de maturare se formează în mijlocul zonei pedicelare, în ţesutul placentar din apropierea seminţelor, de unde migrează spre epicarp.

La fructele citrice procesul de maturare începe din zonele periferice ale endocarpului, de unde migrează spre centrul fructului.

Evoluţia procesului de maturare a fructului întreg poate fi pusă în evidenţă la fructele climacterice şi prin determinarea conţinutului în etilenă. Astfel, merele în faza de pârgă au un conţinut de etilenă endogenă mai mic de 1,0 ppm. În faza de realizare a maturităţii, conţinutul de etilenă endogenă creşte, în funcţie de soi, până la 110 – 260 ppm.

Neuniformitatea în ceea ce priveşte gradul de maturare al ţesuturilor se întâlneşte şi la planta întreagă, cauza constituind-o activitatea ţesuturilor meristematice. Frunzele exterioare de la salată şi varză şi

cele de la baza plantelor de porumb sau a lăstarilor pomilor fructiferi au un grad de maturitate mai avansat comparativ cu cele interioare sau din vârful plantelor sau al lăstarilor.

Recoltarea legumelor şi a fructelor se face înainte de maturitate la: dovlecei, castraveţi, mere, pere, căpşune, caise, piersici etc. sau la maturitatea deplină la: cireşe, vişine, zmeură, mure, pepeni galbeni etc.

Produsele horticole recoltate înainte de maturitate îşi continuă acest proces pe parcursul procesului de valorificare. Viteza cu care evoluează acest proces, respectiv ritmul de modificare a gustului, fermităţii, aromei etc. este dependentă în principal de temperatură. După Moras şi Chapon (1980), merele păstrate la temperatura de 0 °C se maturează de 7–10 ori mai lent comparativ cu cele păstrate la temperatura de 20 °C.

În cazul tomatelor, scăderea temperaturii de la 25 la 15 °C determină prelungirea procesului de maturare cu 10 zile. Rezultă deci că pentru inhibarea procesului de maturare şi pentru prelungirea perioadei de menţinere a calităţii este necesar ca produsele agricole să se păstreze la temperatura optimă, caracteristică pentru specia şi soiul respectiv.

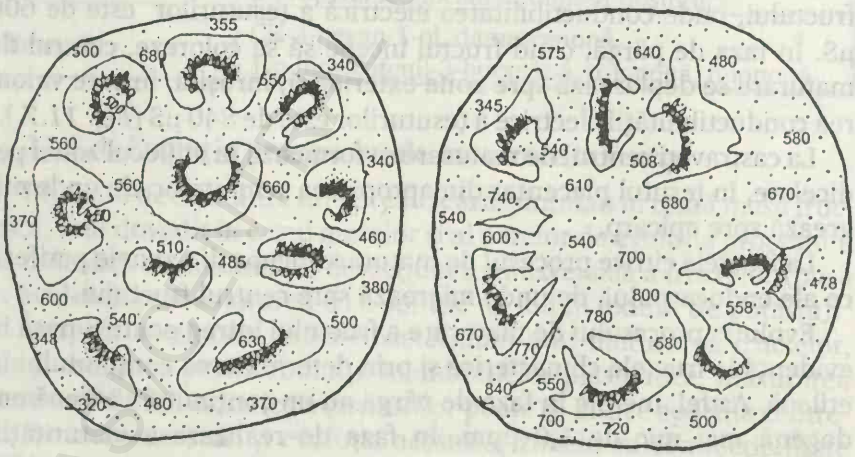


Fig. 11.7. Conductibilitatea electrică a ţesuturilor din fructele de tomate în faza de pârgă(a) şi la maturitate(b)

Un factor deosebit de eficient în inhibarea procesului de maturare îl constituie modificarea compoziţiei gazoase a atmosferei din spaţiile de păstrare a legumelor şi fructelor, metodă cunoscută sub denumirea de "atmosferă controlată". Proporţia optimă de oxigen şi de dioxid de carbon din atmosfera spaţiilor de păstrare variază în limite largi în funcţie de specie şi soi (Gherghi, 1982).

În unele cazuri este necesară stimularea procesului de maturare pentru realizarea însuşirilor gustative optime pentru consum. În acest scop se utilizează aplicarea de tratamente cu etilenă şi expunerea produselor la temperaturi ce variază între 15 şi 20 °C. Astfel, tomatele recoltate la o pigmentaţie pe 10 % din suprafaţa fructului se maturează după 6 zile de expunere la temperatura de 20 °C, iar perele după 1–6 zile, în funcţie de soi. Bananele se maturează în condiţii optime la temperatura de 18 °C şi la o concentraţie a etilenei de 0,1%.

Ethrelul, aplicat la culturile de tomate, în concentraţii de 500 ppm, stimulează procesul de maturare a fructelor. Rezultate similare s-au obţinut şi la ardeii Kapia şi la ardeii-gogoşari (Iordăchescu ş.a., 1980).

11.3. Perioada de senescenţă

Maturitatea reprezintă etapa culminantă din viaţa plantelor, când se realizează însuşirile calitative caracteristice, în timp ce senescenţa reprezintă faza de declin, care se finalizează cu moartea.

Senescenţa, după Rhodes (1980), este stadiul final ontogenetic, în care au loc schimbări esenţiale ireversibile. După Lieberman (1983), senescenţa reprezintă o continuare a procesului de maturare, în care predomină reacţiile de biodegradare. Pe parcursul procesului de senesenţă are loc reglarea expresiei genelor, ceea ce determină ca transcripţia să fie indusă în diferite etape ale acestui proces.

Declanşarea procesului respectiv este indusă de diferiţi factori interni şi externi. Astfel, dintre hormoni, etilena stimulează acest proces prin activarea indirectă a genelor, iar citochininele îl inhibă în cazul în care se află într-o concentraţie ce depăşeşte nivelul de prag caracteristic (Smart, 1994).

Etilena reprezintă hormonul de maturare al plantelor şi constituie factorul principal care stimulează procesul de maturare şi de senescenţă, prin efectul pe care îl are asupra permeabilităţii membranelor plasmatice, asupra formării complexului calmodulin-calciu,

precum şi asupra trecerii de la ciclul respirator cianidin sensibil la cel cianidin intensiv (Leshem, Halevy şi Frenkel, 1986).

ACC-oxidaza, principala enzimă implicată în biosinteza etilenei, este codificată de gena TOM-13, identificată în tomate de către Davies şi Grierson (1989).

După Gepstein şi Thimann (1981), procesul de senescenţă este iniţiat de etilenă, în timp ce Aharoni şi Lieberman (1979) sugerează că etilena poate regla procesul de senescenţă numai în cazul în care acesta este declanşat.

Acidul abscisic are un efect sinergic cu al etilenei. Gepstein şi Thimann (1981) consideră că acidul abscisic este un factor cauzal al senescenţei, în timp ce Aharoni şi Richmond (1978) apreciază că are doar un efect reglator, dacă senescenţa a fost iniţiată. Recent Kao şi Yang (1983) au precizat că acidul abscisic sensibilizează ţesuturile, favorizând acţiunea etilenei.

În cazul plantelor anuale procesul de senescenţă poate fi indus de factorii din mediul înconjurător. Astfel, după Krizek ş.a. (1966), scurtarea fotoperioadei poate iniţia senescenţa la unele linii de *Pisum*.

Procesul de senescenţă poate fi stimulat şi de acumularea erorilor genetice care au loc pe parcursul procesului de reînnoire a proteinelor.

Plantele senescente se caracterizează prin scăderea capacităţii de rodire, iar organele senescente ale plantelor pot fi caracterizate astfel: frunzele se veştejesc şi îşi modifică culoarea, florile sunt ofilite şi au culoare anormală, fructele sunt zbârcite, brunificate, cu fermitatea scăzută, cu gustul şi aroma anormală, iar seminţele îşi pierd capacitatea de germinare. Florile, frunzele şi fructele senescente se desprind de pe plantă şi cad (abscisie). Toate aceste modificări externe se datoresc proceselor fiziologo-biochimice care au loc în celule şi biodegradării ultrastructurii acestora.

Ritmul de evoluţie a procesului de senescenţă poate fi apreciat în cazul frunzelor prin diminuarea conţinutului în clorofilă, proteine şi ARN.

Senescenţa poate fi naturală şi indusă de factorii de stres, ultima putând fi reversibilă dacă condiţiile de stres încetează înainte ca procesul să fi ajuns la o anumită etapă.

Cercetările de biochimie moleculară au condus la identificarea genelor care codifică enzimele implicate în procesul de senescenţă.

Senescenţa este un proces reglat în mod activ de către gene. Pe parcursul acestui proces conţinutul în ARN scade şi are loc

transcripţia unor noi gene nucleare (Buchanan-Wallaston, 1997). După Smart (1994), în procesul de senescenţă a frunzelor pot fi implicate 6 clase de gene, în timp ce după Buchanan-Wallaston (1997), sunt implicate 10 clase de gene care codifică enzimele ce acţionează în acest proces (ex. ACC-oxidază, cistein protează, malat-sintetază, izocitrat liază, β-galactozidază, fructozo-1,6-difosfat aldolază, ribonuclează etc.).

Procesul de reînnoire a proteinelor scade ca intensitate după realizarea fazei de maturitate (Leshem, Halewy şi Frenkel, 1986). Se apreciază, în general, că biodegradarea proteinelor şi blocarea procesului de reînnoire a proteinelor citoplasmatice, de biosinteză a sintetazelor, cât şi intensificarea biosintezei hidrolazelor şi, în special, a ribonucleazelor constituie factorul major care determină senescenţa frunzelor. Astfel, proteazele codificate de gena LSC 7 din *Brassica napus* au fost codificate în cloroplastele frunzelor senescente.

Activitatea ribonucleazei are un rol deosebit în evoluţia procesului de senescenţă, determinând biodegradarea acizilor nucleici. Biodegradarea AND-ului împiedică formarea ARNm-ului şi blochează sinteza proteinelor. Gena RNS 2 care codifică sinteza ribonucleazei a fost identificată în frunzele senescente de *Arabidopsis*. Purinele şi pirimidinele rezultate din biodegradarea acizilor nucleici sunt descompuse, probabil, până la compuşi simpli cu carbon şi azot care sunt retranslocaţi (Taylor ş.a., 1993). Green (1994) a precizat că există patru familii de ribonucleaze care se găsesc în principal în vacuole, dar şi în reticulul endoplasmatic şi în spaţiul extracelular. Recent, ribonucleazele au fost identificate în cloroplaste şi în mitocondrii. Activitatea acestor enzime se intensifică în faza de senescenţă, mai ales în cazul frunzelor detaşate şi în ţesuturile lezate.

Bunger şi Fereiabad (1980) au constatat încetarea activităţii ARN-polimerazei din frunzele de *Phaseolus*. Datorită faptului că ARN-polimeraza din cloroplaste este codificată de nucleu şi sintetizată în ribozomii din citoplasmă, se poate considera că reglarea activităţii acestei enzime poate fi cheia procesului de biosinteză a proteinelor din cloroplastele frunzelor de *Phaseolus* (Ness şi Woolhouse, 1980).

La alte specii, ca, de exemplu, la *Triticum* şi *Nicotiana*, biosinteza proteinelor continuă şi în cloroplastele frunzelor senescente (Wollgiehn, Lerbs şi Munsche, 1976).

Ribulozo-1,5-difosfat carboxilaza din frunzele de *Zea mays* scade cantitativ pe parcursul procesului de senescenţă (Simpson, Cooke

şi Davies, 1981). De asemenea, în cloroplastele din frunzele de *Cucumis* şi *Phaseolus* se reduce ritmul de biosinteză a protein-enzimelor. Aceasta corespunde cu descompunerea poliribozomilor şi cu scăderea conţinutului de acid ribonucleic (Lieberman, 1983).

În seminţele senescente se pierde integritatea AND-ului şi ca urmare procesul de transcripţie şi de biosinteză a proteinelor nu mai poate să aibă loc (Thimann, 1980).

Scăderea ritmului de biosinteză a proteinelor la plantele senescente este însoţită de intensificarea activităţii proteazelor şi de biodegradarea proteinelor (Thimann, 1980). Concomitent cu biodegradarea acestor substanţe, are loc acumularea aminoacizilor liberi rezultaţi din acest proces (Medina ş.a., 1982).

Lipidele membranale sunt biodegradate pe parcursul fazei de senescenţă, ceea ce determină creşterea permeabilităţii membranelor plasmatice. În frunzele de ricin a fost identificată gena PLD care codifică sinteza fosfolipazei D, implicată în biodegradarea fosfolipidelor din membranele plasmatice (Ryu şi Wang, 1995). S-a constatat, de asemenea, activarea expresiei genelor care codifică enzimele implicate în procesul de gluconeogeneză, proces ce se intensifică în frunzele aflate în faza de senescenţă. În urma proceselor de biodegradare a lipidelor din frunzele senescente rezultă glucide (zaharoză) sau amide (asparagină şi glutamină), care sunt retranslocate în alte organe ale plantelor.

Clorofila din cloroplastele frunzelor este descompusă mai întîi prin desprinderea fitolului şi formarea de clorofilide, reacţie catalizată de clorofilaze. Clorofilidele pierd magneziul, ca urmare a acţiunii enzimei Mg-chelatazei, iar inelul este deschis în urma acţiunii unei dehidrogenaze. Metaboliţii rezultaţi sunt transportaţi în vacuolă, unde sunt biodegradaţi în continuare (Smart, 1994). Nu au fost încă identificate genele care codifică enzimele implicate în acest proces.

Jenkins şi Woolhouse (1981) au constatat că în faza de senescenţă a frunzelor se produc dereglări la nivelul secvenţei plastochinonă-citocrom f, din lanţul transportor de electroni al fotosistemului II. Ca urmare, are loc reducerea ritmului *fosforilărilor aciclice*.

Activitatea enzimelor hidrolitice se intensifică pe parcursul fazei de senescenţă. Astfel, Leshem (1983) a constatat creşterea activităţii proteazelor din frunzele de *Nicotiana tabacum*, *Pisum sativum*, *Triticum aestivum*, *Zea mays* şi *Avena sativa*, a ribonucleazei din frunzele de *Phaseolus* şi *Avena*, a invertazei acide din frunzele de *Lolium*, a clo-

rofilazei din *Avena* şi *Hordeum*, a esterazei din *Festuca*, a fosfatazei acide din *Perilla*, a β-amilazei, α-amilazei şi a peroxidazei.

În multe cazuri intensificarea activităţii hidrolitice are loc deja în faza de maturitate. Aşa este cazul pectinmetilesterazei, a cărei activitate se intensifică în mere şi piersici încă din faza de preclimacteric (Gherghi ş.a., 1983).

Formarea radicalilor liberi este o consecinţă a proceselor de biodegradare. Radicalii liberi anorganici: superoxid (O^-_2), hidroxil (OH^-), hidroperoxid (H^-_2), peroxid de hidrogen (H_2O_2) şi anorganici: peroxil (ROO^-), alcoxil (RO^-) şi radicalii liberi ai acizilor graşi reprezintă agenţi de oxidare, peroxidare sau polimerizare.

Reacţiile de apărare a plantelor la acumularea în ţesuturi a radicalilor liberi constau în:

- descompunerea peroxizilor prin reacţii catalizate de superoxid-dismutază, catalază şi peroxidază;
- prevenirea formării radicalilor liberi, prin acumularea unor substanţe antioxidante: acid ascorbic, α-tocoferol etc. (Leshem, Halewy şi Frenkel, 1986).

În faza de senescenţă, conţinutul ţesuturilor în substanţe antioxidante scade, permiţând acumularea radicalilor liberi, iar prezenţa lor în ţesuturi este evidenţiată de intensificarea proceselor de biodegradare.

Permeabilitatea membranelor plasmatice creşte pe parcursul procesului de senescenţă, ca urmare a intensificării activităţii fosfolipazelor, a reacţiilor de peroxidare a lipidelor membranale, sau ca urmare a acţiunii etilenei (Mayak, 1987). Creşterea permeabilităţii membranelor plasmatice facilitează contactul dintre enzime şi substratul oxidativ, ceea ce conduce la intensificarea reacţiilor de biodegradare din ţesuturi.

Procesul de respiraţie scade ca intensitate în faza de senescenţă, în toate organele plantelor. Ca urmare, producerea de energie biochimică pentru procesele de biosinteză diminuează.

Leshem, Halevy şi Frenkel (1986) consideră că în această fază, sub influenţa etilenei, are loc trecerea la respiraţia cianidin intensivă, în care substratul respirator este biodegradat fără producerea de energie biochimică, ceea ce are repercusiuni directe asupra reacţiilor de biosinteză.

Modificarea calităţii organelor comestibile ale plantelor de cultură este o consecinţă a reacţiilor fiziologo-biochimice şi a modificărilor ultrastructurale care au loc pe parcursul procesului de senescenţă.

Activitatea enzimelor pectice conduce la scăderea fermităţii ţesuturilor sub limitele de acceptabilitate, fenomen cunoscut sub denumirea de "mălăieţire".

Biodegradarea glucidelor, acizilor organici şi a substanţelor fenolice determină modificarea gustului şi chiar realizarea unui gust anormal, nespecific.

Acumularea compuşilor volatili rezultaţi din procesele de biodegradare, în special a alcoolilor şi a aldehidelor conduce la formarea unei arome anormale de fermentat.

Scăderea conţinutului în pigmenţi clorofilieni din frunze şi fructe, acumularea pigmenţilor carotenoizi şi oxidarea compuşilor fenolici, în prezenţa polifenoloxidazei determină îngălbenirea şi brunificarea ţesuturilor, simptome caracteristice pentru faza de senescenţă.

Citochininele, giberelinele şi lumina întârzie biodegradarea pigmenţilor clorofilieni (Aharoni şi Richmond, 1978; Koo şi Young, 1983), în timp ce etilena, acidul abscisic şi stresul hidric stimulează acest proces.

Intensificarea activităţii fenolazelor conduce la brunificarea ţesuturilor senescente. Astfel, Burzo (1987) menţionează existenţa următoarelor reacţii de brunificare:

Acidul clorogenic şi catechina, în prezenţa polifenoloxidazei, dau reacţii de culoare care determină brunificarea ţesuturilor lezate ale fructelor.

Oxidarea dopaminei determină înnegrirea cojii bananelor aflate în faza de senescenţă.

Antocianii participă la brunificarea ţesuturilor lezate din fructele de căpşun.

Goodwin (1966) apreciază că în cazul florilor flavonele şi 3-hidroxiflavanonele, în special cele care au grupări hidroxilice vecine (dihidroxiflavonoli), sunt susceptibile la oxidare, formând pigmenţi bruni.

Alţi pigmenţi bruni pot rezulta din oxidarea catechinelor (flavan-3-ol), leucoantocianilor (flavan-3,4-diol) şi din oligomerii şi polimerii lor (flavolani). De fapt, aceşti polimeri sunt coloraţi ei înşişi.

Culoarea neagră a inimii lemnului, la speciile pomicole, este determinată de prezenţa flavolanilor, iar speciile care nu au aceşti pigmenţi (ex. *Buxus*) nu se colorează.

Flavolanii şi produşii lor de condensare sunt responsabili şi de brunificarea frunzelor senescente. La acest proces participă şi pigmenţii de natură leucoantocianică, dar aceştia pot forma şi o culoare roz, prin trecerea la antocianidine.

Modificările ultrastructurale care au loc în ţesuturile senescente contribuie la modificarea ritmului de desfăşurare a proceselor fiziologo-biochimice.

Haard (1972) consideră că membranele organitelor celulare sunt sediul primar al proceselor de biodegradare. Ca urmare a desfăşurării acestor procese, compartimentarea celulară este deteriorată, iar capacitatea de transport a electronilor şi fosforilarea sunt alterate.

Plastidele prezintă modificări ultrastructurale foarte evidente. Baker (1975) a constatat că în perioada de supramaturare a tomatelor apar în plastide zone electron transparente datorită descompunerii stromei. În tomate, ardei, citrice, pere etc. s-a observat scăderea numărului de grane sau dispariţia acestora, degradarea lamelelor tilacoide şi formarea globulelor osmeofile. Cloroplastele degradate, precum şi cromoplastele îşi pierd forma lor caracteristică, iar în final se produce ruperea membranelor şi dezorganizarea lor.

Rhodes (1980) afirmă că mitocondriile nu suferă modificări în timpul senescenţei, îşi menţin structura şi rămân active până în ultimele faze ale senescenţei.

Nooden (1980) a constatat că în faza de senescenţă are loc veziculareа reticulului endoplasmatic, precum şi eliberarea ribozomilor asociaţi cu reticulul endoplasmatic rugos. Ribozomii descresc ca număr în faza de senescenţă, ceea ce, după Baker (1975), poate avea un efect important în limitarea sintezei proteinelor.

În vacuolele celulelor se acumulează substanţe electron dense. Acestea pot să reprezinte complexe rezultate din polimerizarea fenolilor oxidaţi în prezenţa radicalilor liberi, complexe ce pot lega molecule de glucide, protide, ioni etc. Formarea acestor complexe conferă culoarea brună fructelor senescente.

În faza de senescenţă s-a constatat creşterea numărului lizozomilor şi a activităţii autofage a acestora. Substanţele de rezervă din sferozomi şi din veziculele proteice sunt biodegradate, iar membranele acestora se rup. În acelaşi timp, citoplasma se rarefiază ca urmare a proceselor de biodegradare şi a activităţii autolitice a lizozomilor şi a vacuolelor.

Într-o fază mai avansată de biodegradare a ultrastructurii se produce ruperea tonoplastului şi a plasmalemei şi amestecul sucului vacuolar cu citoplasma *(Fig. 11.8.)*. Această fază precede moartea celulelor. Ţesuturile sunt lipsite de mecanismele de apărare activă şi sunt uşor invadate de microorganismele parazite, care grăbesc procesele de biodegradare.

Abscisia sau căderea frunzelor, florilor şi fructelor este un proces caracteristic pentru faza de senescenţă a acestor organe.

În cazul frunzelor abscisia se produce doar la plantele cu frunze căzătoare şi are un rol important în reciclarea carbonului în natură. În perioada ce precede abscisia, în frunzele plantelor perene au loc procese de hidroliză a proteinelor şi a poliglucidelor. Compuşii rezultaţi, respectiv aminoacizii şi glucidele solubile, împreună cu ionii mobili, sunt translocaţi din frunze în tulpini sau în organele de depozitare.

Abscisia are loc într-o zonă specifică, denumită "zonă de abscisie", care cuprinde mai multe straturi de celule *(Fig.11.9.)*. Această zonă poate fi situată între limb şi peţiol, între peţiol şi tulpină, iar în cazul frunzelor compuse, se găseşte la baza fiecărei foliole. La unele plante, ca de exemplu la graminee, zona de abscisie lipseşte, iar frunzele nu se detaşează de plantă.

În cazul fructelor zona de abscisie se poate afla la baza fructului (caise), la mijlocul pedicelului (la struguri) sau la punctul de legătură al pedicelului cu ramura (pere).

Abscisia florilor poate să implice toată inflorescenţa, floarea individuală sau o parte a florii. Astfel, la *Freesia refracta* cade periantul, stilul şi staminele, la *Tulipa* cade periantul şi staminele şi persistă stilul, iar la *Yucca* cade numai periantul. Există însă şi specii ca de exemplu *Strelitzia,* la care florile şi organele florale persistă şi în faza de senescenţă (Mekenzie şi Lovell, 1992).

Huberman şi Goren (1979) au precizat că abscisia nu este un proces pasiv şi necesită biosinteza ARN-ului şi a proteinelor. Deşi acidul abscisic a fost considerat iniţial ca factorul cauzal al abscisiei, ulterior a devenit evident că această substanţă stimulează abscisia numai la câteva specii, iar principalul hormon care induce procesul respectiv este etilena. Auxina are un rol antagonist cu etilena în declanşarea acestui proces.

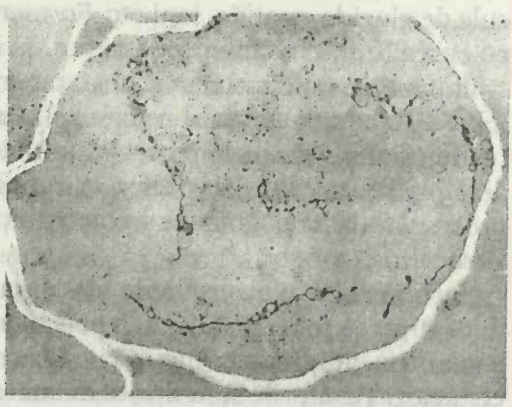


Fig. 11.8. Ultrastructura unei celule senescente din petale de gladiole

La formarea zonei de abscisie participă enzimele: pectinmetilesteraza şi poligalacturonaza, care determină biodegradarea substanţelor pectice ce alcătuiesc lamela mediană şi celulaza, care catalizează biodegradarea celulozei. Ca urmare, celulele din zona de abscisie se desprind unele de altele, cu excepţia ţesuturilor conducătoare, care se rup sub acţiunea vântului sau a greutăţii frunzelor.

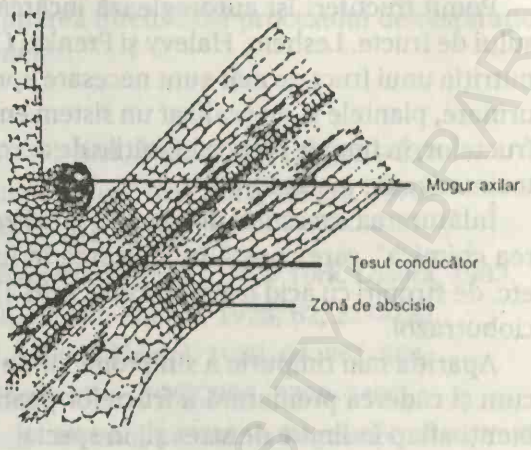


Fig. 11.9. Formarea zonei de abscisie

După cum s-a menţionat, etilena este principalul factor intern care determină abscisia frunzelor, florilor şi fructelor. Sensibilitatea la etilenă a florilor variază cu specia şi cu gradul de maturare. În general, mugurii florali sunt mai puţin sensibili la acţiunea etilenei, comparativ cu florile mature. În cazul florilor de *Cyclamen*, polenizarea determină biosinteza etilenei, ceea ce induce abscisia lor rapidă (Halevy ş.a., 1984).

Stead şi Moore (1979) au precizat că în cazul florilor de *Digitalis*, biosinteza etilenei şi abscisia corolei este cauzată de polenizare şi se produce înainte ca tubul polinic să străbată stilul şi să aibă loc fecundarea.

Căderea fructelor poate să aibă loc în patru etape:
- imediat după fecundare;
- când fructele sunt mici;
- când fructele au ajuns la dimensiuni normale, dar nu sunt încă mature;
- când au ajuns în faza de maturitate sau de senescenţă.

Luckvill (1953) consideră că abscisia fructelor după înflorire se datoreşte faptului că ovulele nu au fost fecundate şi în acest caz biosinteza auxinei este redusă şi nu poate preveni căderea fructelor.

Abscisia fructelor înainte de maturitate sau de senescenţă se datoreşte concurenţei dintre endosperm şi zona de abscisie, pentru auxinele biosintetizate în embrion.

Pomii fructiferi îşi autoreglează încărcătura prin căderea surplusului de fructe. Leshem, Halevy şi Frenkel (1986) apreciază că pentru nutriţia unui fruct de măr sunt necesare aproximativ 40 de frunze. Ca urmare, plantele şi-au realizat un sistem endogen de reglare a căderii fructelor, în funcţie de posibilităţile de aprovizionare cu substanţe fotosintetizante a acestora.

Înlăturarea excesului de fructe se realizează în practică prin "rărirea chimică", care constă în aplicarea în livezile de măr, păr, citrice etc. de stropiri cu acid α-naftilacetic, acid 2,4-diclorfenoxiacetic şi paclobutrazol.

Apariţia mai timpurie a simptomelor de senescenţă la plante, precum şi căderea prematură a fructelor poate fi indusă de factorii ambianţi aflaţi în limite de stres şi, în special, în condiţii de temperaturi ridicate şi secetă.

11.4. Moartea plantelor

Moartea celulelor şi în final a plantelor reprezintă o formă fenotipic distinctă a morţii programate a celulelor, iar fragmente ale acestui program se găsesc conservate în celulele plantelor (Wang ş.a. 1994). Procesul în cauză poate fi reglat în sens pozitiv sau negativ şi este rezultatul unui set de procese genetice distincte, ireversibile, care au loc în diviziunea şi diferenţierea celulelor (Havel şi Durzan, 1996).

În cazul plantelor (Greenberg ş.a., 1994), au fost identificate genele care accelerează moartea celulelor (ACD_2), iar expresia acestora este legată de alterarea AND-ului, de modificările în transcripţia proteinelor, de cele posttranslaţionale şi ale diviziunii celulelor.

Determinarea viabilităţii sau a morţii celulelor se poate stabili cu ajutorul mai multor metode. Astfel, în acest scop Siminovitch şi Briggs (1953) recomandă utilizarea metodei plasmolitice, Jenson (1942) recomandă utilizarea coloranţilor vitali (roşu neutru), Sundbon ş.a. (1982) au utilizat în acest scop determinarea modificărilor pe care le suferă fluorescenţa clorofilei, Dexter ş.a. (1930) au propus să se măsoare eliberarea electroliţilor din celule (*electrolyte leakage*), iar Palta ş.a (1977) recomandă măsurarea electroconductivităţii electrice a ţesuturilor. Parker (1953) a utilizat ca indicator al morţii celulelor activitatea dehidrogenazelor pe care a pus-o în evidenţă cu clorură de 2,3,5-trifeniltetrazoliu, iar Siminovitch ş.a

(1964) au propus determinarea intensităţii procesului de respiraţie, ca test al viabilităţii celulelor.

BIBLIOGRAFIE

Abdelcader, A. şi *Mazliak, P.* – Physiol. Vegetal. 1971, 9, 227–232.

Abeles, F.V. – Ethilene in Plant. Biology. New York, Londra, 1973.

Abeles, F.B. – Acta Hortic. 1987, 201, 67–73.

Alberts, B. ş.a. – Molecular Biology of The Cell. New York, Londra, 1983.

Aharoni, N. şi *Richmond, A.E.* – Plant. Physiol. 1978, 62, 224–228.

Aharoni, N. şi *Lieberman, M.* – Plant. Physiol. 1979, 64, 801–804.

Asen, S. şi *Lieberman, M.* – Florists Rev. 1963, 131, 3398–3401.

Atkinson, D. – Celular Energy Metabolism and its Regulation. New York, 1977.

Atsmond, D. – Ann. Bot. 1968, 32, 877–882.

Baker, J.E. – în Postharvest Physiology Handling and Utilisation of tropical and Subtropical Fruits and Vegetables. Phantastico edit. Westport, Connecticut, 1975.

Baldini, E. – Arboricultura generale. Bologna, 1986.

Beevers, H. – Plant. Physiol. 1974, 54, 437–440.

Bengochea, T. ş.a. – Planta, 1980, 397–406.

Bernier, G. – Cellular and molecular aspects of floral induction. Londra, 1970.

Brady, C.J. şi *O'Connell, P.B.H.* – J. Plant. Physiol. 1976, 3, 301–307.

Bruce, A. ş.a. – Molecular Biology of the Cell. New York, Londra, 1983.

Buchanan-Wollaston, V. – J. Exp. Bot. 1997, 307, 181–199.

Bunger, W. şi *Feieraband, J.* – Planta. 1962, 13, 149–163.

Burg, S.P. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1962, 13, 265–302.

Burzo, I. – Fiziologia şi tehnologia păstrării legumelor şi fructelor.Bucureşti, 1986.

Chailakyan, M.K. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1968, 19, 1–30.

Chailakyan, M.K. şi *Khryanin, V.N.* – în Plant. Growth Substances. New York, 1980.

Chalmers, D.J. şi *Rowan, K. S.* – Plant. Physiol. 1971, 235–237.

Chouard, P. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1980, 11, 191–238.

Chrominski, A. şi *Kopcewicz, J.* – Z. Pflanzenphysiol. 1972, 68, 184–198.

Clarke, A.E. ş.a. – The Plant. Cell. 1992, 8, 867–870.

Couranjou, J. – Fruits. 1983, 10, 705–707.

Cutter, E.G. – Adv. Expt. Med. Biol. 1975, 18, 51–73.

Davies, D.D. – Adv. Bot. Res. 1981, 8, 65.

Davies, K.M. şi *Grierson, D.* – Planta. 1989, 179, 73–80.

Dexter, S.T. ş.a. – Plant. Physiol. 1930, 5, 215–223.

Diaz, D.H. ş.a. – J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1981, 106, 513–515.

Dilley, D.R. – J. Food. Chem. 1972, 30, 316–321.

Draper, S.R. – Phytochem. 1969, 8, 1641, 1649.

Ehlers, K. ş.a. – Planta. 1996, 199, 139–151.

Faust, M. – Physiology of Temperate Zone Fruit Trees. New York, 1989.

Fosket, D.E. – Plant. Growth and Development. San Diego, New York, Boston, Londra, Sydney, Tokyo, Toronto, 1994.

Frenkel, C. ş.a. – Plant. Physiol. 1968, 43, 1146–1153.

Frenkel, C. şi *Dyck, R.* – Plant. Physiol. 1973, 51, 6–11.

Frenkel, C. – XIX Int. Hort. Congr. Warszawa, 1974, 103–118.

Gardner, W. şi *Allard, H.A.* – J. Agric. Res. 1920, 18, 553–606.

Gassner, G. – Zeitschrift fur Bot. 1918, 10, 417–430.

Gepstein, J.D. şi *Thimann, K.V.* – Plant. Physiol. 1981, 68, 349–353.

Gherghi, A. ş.a.– Biochimia şi fiziologia legumelor şi fructelor. Bucureşti, 1982.

Gherghi, A. – La conservation des fruits en atmosphere contrôlée. Bucureşti, 1982.

Goodwin, T.E. – Chemistry and Biochemistry of Plant. Pigments. Londra, New York, 1966.

Green, P.J. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1994, 45, 421–425.

Grierson, D. – în Critical Reviews in Plants. Boca Raton, Florida, 1985.

Guyader, H. – Le développment des vegetaux. Paris, New York, Barcelona. Milano, Mexico, São Paulo, 1987.

Haard, N. – J. Food Sci. 1972, 4, 504–512.

Haard, N. şi *Salunke, D.K.* – în Symposium Postharvest Biology and Handling of Fruits and Vegetables. Westport, Connecticut, 1975.

Halevy A.H. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 75, 1090–1093.

Heller, R. – Physiologie végétale. Paris, New York, Barcelona, Milano, Mexiko, Sao Paolo, 1985.

Heslop-Harrison, J. –Brookhaven Symp. Biol. 1972, 16, 109–125.

BCU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Heslop-Harrison, J. – în Plant. Physiology, vol. 6 C. Steward edit. Londra, New York, 1972.

Huberman, M. şi *Goren, R.* – Physiol. Plant. 1979, 45, 189–196.

Hulme, A,C. – J. Expt. Bot. 1954, 5, 159–163.

Hulme, A.C. – The Biochemistry of Fruits and Their Products, Londra, New York, 1970.

Iordăchescu, O. ş.a. – Lucrări ştiinţifice. I.C.V.L.F, vol. 11, 1980, 43–49.

James, W.O. – Plant. Respiration. Oxford, 1953.

Jekins, I. şi *Woolhouse, H.W.* – J. Exp. Bot. 1981, 32, 467.

Jenson, A.B. – Protoplasm. 1942, 36, 195.

Kannangara, G.C. şi *Woolhouse, H.W.* – New Phytol. 1967, 66, 553–558.

Kaoc, H. şi *Yang, S.F.* – Plant. Physiol. 1983, 73, 881–885.

Kaufman, P.B. şi *Dayanandan, P.* – în Hormonal Regulation of Plant. Growth and Development, vol. 1, Purohit edit. Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985.

Kaufman, P.B. ş.a. – în Hormonal Regulation of Plant. Growth and Development, vol. 2, Dordrecht, Boston, Lancaster, 1987.

Krizek, D.T. ş.a. – Science. 1966, 1951, 95–96.

Laibach, F. şi *Kribbon, F.J.* – Beitr. Biol. Pflanzen. 1950, 28, 64–67.

Leshem, H., Halevy, A.H. şi *Frenkel, C.* – Processes and Control of Plant. Senescence. Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo, 1986.

Lieberman, M. – Postharvest Physiology and Crop Preservation. New York, Londra, 1983.

Lipton, W.J. – Hort. Sci. 1987, 22, 854–859.

Loesecke, H. – Bananas. New York, Londra, 1949.

Luckvill, L.C. – J.Hort. Sci. 1953, 28, 14–28.

Mansour, A.W. – Studies Concerning the Effect of Giberelic Acid on Pears. Ph D. Thesys Univ. Cairo, 1979.

Martin, G.C. – Hort. Sci. 1987, 22, 824–832.

Matile, P. – Ann Rev. Plant. Physiol. 1978, 29, 193–197.

Mazliak, P. – Physiologie vegetale, vol. 2, Paris, 1982.

Mayak, S. – Hort. Sci. 1987, 22, 863–865.

Medina, P.V.L. ş.a. – Ceres. 1982, 29, 258–267.

Mekenzie, R.S. şi *Lovell, P.H.* – Zeeland Journ. Crop and Hort. Sci. 1992, 20, 67–71.

Melehers, G. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1939, 57, 29–48.

Molotkovski, G. Kh. – Bull. Mosk. Obsch. Ispit. Prirodu. 1960, 65–77.

Montague, M.J. şi *Ray, P.M.* – Plant. Physiol. 1977, 59, 223–231.

Moore, T.S. – Plant. Physiol. 1977, 20, 754–759.

*Moore, D.J.*ş.a. – Biochem. Biophys. Acta. 1979, 559, 71–75.

Moras, P. şi *Chapon, J.F.* – Entreposage et conservation des fruits et legumes. Paris, 1983.

Metzger, J.D. – în Plant. Hormones and Their Role in Plant. Growth and Development. Dordrecht, Boston, Londra, 1988.

Naylor, A.W. – în Encycl. Plant. Physiol, vol. 10 B, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1984.

Ness, R.J. şi *Woolhause H.W.* – J.Exp. Bot. 1980, 31, 233–237.

Neuhoff, V. şi *Friend, J.* – Cell to Cell Signals in Plants and Animals. Berlin, 1991.

Nooden, L.D. – în Senescence in Plants. Thimann edit. Boca Raton, Florida, 1980.

Nursten, H.E. – The Important Volatile Flavours Components of Foods. Londra, 1972.

Ochoua, S. şi *Hars, C.* – Ann. Rev. Biochem. 1979, 48, 549–554.

Orr, A.R. – Am. J. Bot. 1981, 68, 17–23.

Palta, J.P. ş.a. – Plant. Physiol. 1977, 60, 393–397.

Parker, J. – Amer. Sci. 1953, 41, 614–618.

Phantastico, E.B. –Postharvest Physiology, Handling and Utilisation of Tropical and Subtropical Fruits and Vegetables. Vestport, Connecticut, 1975.

Pinsky, A. ş.a. – J. Food Sci. 1971, 36, 571–579.

Pratt, H.K. şi *Goeschl, J.D.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1969, 20, 541–547.

Rattanapanone, D. ş.a. – Phyiochemistry, 1977, 16, 531–532.

Rhodes, M.S.C. – în Senescence in Plants. Thimann edit. Boca Raton, Florida, 1980.

Richardson, E. A. ş.a. – Hort Sci. 1974, 9, 531–532.

Roberts, D.V.A. – Genome. 1990, 33, 247–259.

Romani, R.J. şi *Ku, Y.* – Plant. Physiol. 1973, 77, 132–137.

Ryu,S.B. şi *Wang, X.M.* – Plant. Physiol. 1995, 108, 713–719.

Sacher, J.A. – Plant. Physiol. 1973, 24, 197–199.

Salisbury, F.B. şi *Ross, C.W.* – Plant. Physiology, Belmont, California, 1992.

Sanders, A.D. ş.a. – Physiol. Plant. 1986, 66, 723–726.

Schulz, R.S. şi *Jensen, W.A.* – Am. J. Bot. 1986, 55, 807–819.

Schmidt, R.J. ş.a. – The Plant. Cell. 1993, 5, 729–737.

Schwabe, W.W. – în Plant. Physiology, vol. 6 A, Steward edit. New York, 1971.

Scott, T.K. – Encycl. Plant. Physiol, vol. 10, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1984.

Sebaneck, J. – Plant. Physiology. Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo, 1992.

Seymour, G.B. ş.a. – Understanding the molecular basis of fruit softening. Int. Symp. COST 94, Wageningen, 1994.

Siminovitch D. şi *Briggs, D.R.* – Plant. Physiol. 1953, 28, 15–34.

Siminovitch, D. ş.a. – Canad. J. Bot. 1964, 42, 637–649.

Simpson, E., Cooke, R.J. şi *Davies, D.D.* – Plant. Physiol. 1981, 67, 1214–1224.

Smart, C.M. – New Phytology. 1994, 126, 419–448.

Solomos, T. şi *Laties, G.C.* – Plant. Physiol. 1975, 55, 73–78.

Stallaert, V. – Plasma Membrane Biochemistry and Whole Plant. Physiology of Etiolated Mung Bean Seedling. Ph. D. Thesis, Katolike Univ. Leuven. 1993.

Stead, A.D. şi *Moore, K.G.* – Planta, 1979, 146, 406–414.

Sundbom, E. ş.a. – Plant. Physiol. 1982, 70, 1299–1302.

Thimann, K.V. – Senescence in Plants. Boca Raton, Florida, 1980.

Thomas, H. şi *Stoddart, J.L.* – Ann. Appl. Biol. 1977, 89, 461–467.

Thompson, H.C. – în Growth and Differentiation in Plants. Iowa, 1953.

Ulrich, R. – La vie des fruits. Paris, 1952.

Veen, H. – Acta Hort.1987, 201, 213–250.

Wollgiehn, R., Lerbs, S. şi *Munsche, D.* – Biochem. Physiol. Pflanzen. 1976, 170, 381–385.

Wu, K. ş.a. – Plant. Physiol. 1996, 110, 547–554.

Zeevaart, D. – în Environmental Control of Plant. Growth. New York, 1963.

Yang, S.F. – Acta Hort. 1987, 201, 53–59.

BCU IASI

Capitolul 12
Fiziologia postrecoltă a produselor agricole

Produsele agricole reprezintă diferite organe ale plantelor de cultură: rădăcini (morcov), tulpini (tuberculi de cartof), frunze (salată), inflorescenţe (conopidă), fructe (mere) şi seminţe (mazăre, grâu, porumb etc.).

După recoltare, procesele metabolice caracteristice continuă să se desfăşoare în aceste produse, intensitatea lor fiind dependentă de condiţiile de păstrare şi de însuşirile speciei şi soiului. Intensitatea cu care se desfăşoară procesele metabolice după recoltare reprezintă principalul factor ce determină durata de menţinere a calităţii acestora.

Continuarea proceselor fiziologice din produsele agricole pe parcursul perioadei postrecoltă determină maturarea celor recoltate înainte de această fază sau supramaturarea produselor deja maturate. Aşa este cazul merelor, perelor, caiselor, piersicilor, căpsunelor etc., care pe parcursul perioadei de păstrare se maturează, în timp ce strugurii, vişinele şi cireşele recoltate la maturitatea deplină se supramaturează. Aceste transformări sunt corelate cu modificarea calităţii comerciale.

12.1. Procesele de biosinteză din produsele agricole recoltate

După recoltare intensitatea proceselor de biosinteză din produsele agricole diminuează evident.

Fotosinteza se poate desfăşura în continuare, în condiţiile existenţei clorofilei şi a luminii, în legumele frunzoase, dar şi în epicarpul tomatelor nematurate (Pantastico, 1975).

În merele şi perele nematurate are loc **bisinteza pigmenţilor** carotenoizi, în tomate — a carotenului şi licopenului, iar în căpşune — a pigmenţilor antocianici. Aceste modificări determină realizarea culorii caracteristice fructelor maturate, iar ritmul lor este determinat de condiţiile din perioada postrecoltă şi, în special, de temperatură.

Dobreanu (1979) a constatat că după 6 zile de expunere a tomatelor la temperatura de 10 °C, concentraţia pigmenţilor clorofilieni a scăzut de 2,1 ori, concentraţia pigmenţilor carotenoizi a crescut de 5,8–6,1 ori, iar a licopenului de 6,5–8,6 ori.

În cazul căpşunelor recoltate la o pigmentaţie roşie pe 50 % din suprafaţa fructelor, s-a constatat colorarea completă, după 2 zile de păstrare la temperatura ambiantă şi pe 80 % din suprafaţă în cazul păstrării la temperatura de 4 °C (Burzo, 1986). Merele şi perele au însă modificări mai puţin evidente ale conţinutului de pigmenţi antocianici, pe parcursul perioadei de păstrare.

Mai evident însă este procesul de reînnoire permanentă a substanţelor proteice, care constă în descompunerea acestora în aminoacizii componenţi şi resinteza proteinelor sau a protein-enzimelor care sunt necesare în perioada respectivă. Pe măsură ce se trece de la faza de maturitate la cea de senescenţă, ritmul de reînnoire a acestor substanţe devine din ce în ce mai lent. Aceasta se datoreşte diminuării conţinutului de ARN, ca urmare a intensificării activităţii ribonucleazelor.

Pe parcursul perioadei postrecoltă, produsele agricole continuă să biosintetizeze etilena care determină maturarea acestor produse. Cantitatea de etilenă produsă este mai mică în cazul produselor agricole neclimacterice (sub 1 ml/ kg/h, la 20 °C) şi mai mare în cazul celor climacterice (1–100 ml/kg/h).

În toate produsele agricole se acumulează compuşi intermediari ai metabolismului, care contribuie la formarea aromei acestora.

În perioada de încolţire a cartofilor şi a cepei s-a constatat că în muguri are loc biosinteza acidului ascorbic, precum şi a hormonilor stimulatori de creştere.

Se remarcă deci că după recoltarea produselor agricole procesele de biosinteză sunt mult mai reduse ca intensitate, predominând cele de biodegradare.

12.2. Intensitatea procesului de transpiraţie

Înainte de recoltare organele comestibile ale plantelor agricole sunt aprovizionate în permanenţă cu apă. În cazul cerealelor depozitarea substanţelor de rezervă în cariopse determină turtirea celulelor de transfer, ceea ce împiedică aprovizionarea acestora cu apă şi cu substanţe minerale. Aceasta favorizează deshidratarea seminţelor, proces ce constituie un indicator pentru stabilirea momentului de recoltare.

Legumele şi fructele sunt recoltate când au un conţinut ridicat de apă, turgescenţa constituind un indicator al calităţii acestora. Ca urmare, după recoltare, când se întrerupe legătura cu planta-mamă, încetează şi aprovizionarea cu apă, iar pe întreaga durată a perioadei de valorificare se înregistrează o pierdere continuă de apă. Intensitatea acestui proces este mai mare imediat după recoltare, când şi conţinutul în apă al acestor organe este mai mare. Închiderea stomatelor la legumele frunzoase, suberificarea lenticelelor la tuberculii de cartof, cât şi scăderea conţinutului în apă şi concentrarea sucului vacuolar contribuie la reducerea treptată a intensităţii acestui proces.

Transpiraţia stomatică, cuticulară şi lenticelară, cât şi pierderea apei prin răni, reprezintă principalul proces ce determină eliminarea apei din produsele agricole. Intensitatea acestui proces este proporţională cu diferenţa presiunii parţiale a vaporilor, conform relaţiei:

$$\text{Intensitatea transpiraţiei} = \frac{(Pi - Pa)S}{(Rd \times T)r}\left(d / cm^2 / s\right)$$

în care: Pi este presiunea vaporilor intercelulari;
Pa — presiunea vaporilor atmosferici;
S — suprafaţa produsului;
Rd — constanta gazelor;
T — temperatura absolută;
r — rezistenţa (s/ cm).

Presiunea vaporilor intracelulari depinde de temperatură şi conţinutul în apă al produsului, iar presiunea vaporilor din atmosferă depinde de temperatură.

Desfăşurarea procesului de transpiraţie determină pierderea turgescenţei şi diminuarea sau pierderea valorii comerciale a produselor. Se consideră că legumele şi fructele devin necomerciabile în

cazul în care pierd în greutate, ca urmare a desfăşurării procesului de transpiraţie mai mult decât următoarele valori limită:

- varză — 10%;
- sparanghel, varză de Bruxelles şi morcov — 8 %;
- sfeclă roşie, păstârnac, conopidă, cartofi, ardei şi tomate — 7 %;
- mazăre verde, coacăză neagră şi căpşune — 6 %;
- castraveţi, mazăre-păstăi — 5 %;
- brocoli — 4 %;
- salată şi spanac — 3 % .

Ponderea pierderilor în greutate este determinată de eliminarea apei prin transpiraţie. Astfel, în cazul merelor păstrate la temperatura de 1°C, pierderile prin respiraţie sunt de aproximativ 0,4 % pe timp de 5 luni, în timp ce pierderile prin transpiraţie sunt de 1,5–9,0%, în funcţie de soi.

Măsurile care se iau în vederea diminuării intensităţii procesului de transpiraţie se referă la: menţinerea umidităţii relative a aerului în limitele optime, acoperirea stivelor de lăzi ce conţin produse, cu folie de polietilenă, ceruirea merelor, perelor, piersicilor şi a tuberculilor de cartofi etc.

Valoarea optimă a umidităţii relative a aerului variază în funcţie de specie şi din acest punct de vedere legumele şi fructele pot fi clasificate în patru grupe:

- Produse agricole care necesită umiditate relativă foarte scăzută (sub 70%): seminţe uscate, nuci, alune, migdale.
- Produse agricole care necesită umiditate relativă scăzută (70–75%): ceapă uscată şi usturoi.
- Produse agricole care necesită umiditate relativă medie (85–90%): cuprinde marea majoritate a legumelor şi fructelor.
- Produse agricole care necesită umiditate relativă ridicată (90–95%): anghinare, conopidă, legume frunzoase, afine, zmeură, prune, rădăcinoase etc.

Alături de condiţiile de păstrare prezintă importanţă şi însuşirile caracteristice speciei sau soiului. Prezenţa unui număr mic de stomate şi lenticele, a unui strat gros de ceruri în cazul fructelor, de suber în cazul tuberculilor de cartof şi a unei cuticule groase pe suprafaţa legumelor frunzoase, contribuie la reducerea pierderilor în greutate determinate de procesul de transpiraţie.

12.3. Intensitatea procesului de respiraţie

Procesul de respiraţie continuă să se desfăşoare pe întreg parcursul perioadei de valorificare a produselor agricole, furnizând energia necesară pentru procesele de biosinteză şi pentru menţinerea proceselor vitale. Dar, în acelaşi timp desfăşurarea respiraţiei conduce şi la consumul substanţelor de rezervă, respectiv la diminuarea valorii alimentare a acestor produse.

În cazul produselor neclimacterice, pe tot parcursul perioadei postrecoltă are loc scăderea intensităţii procesului de respiraţie. Scăderea este mai mare în primele zile, iar în continuare este dependentă de condiţiile de păstrare.

În cazul produselor climacterice se constată două situaţii. Fructele recoltate la maturitatea de consum prezintă o scădere a intensităţii procesului de respiraţie. Cele recoltate înainte de maturitatea de consum evidenţiază o creştere a intensităţii procesului de respiraţie până la realizarea maximumului climacteric, după care urmează o scădere a intensităţii acestui proces.

Intensitatea procesului de respiraţie este dependentă de temperatura din spaţiile de tranzitare, depozitare, compoziţia atmosferei etc. şi este în strânsă corelaţie cu biodegradarea compuşilor energetici (*Fig. 12.1.*).

Legumele care se află în faza de repaus vegetativ au o intensitate respiratorie redusă. Pe măsura intrării în vegetaţie, intensitatea acestui proces creşte de 4–6 ori în cazul legumelor şi de 4 000–10 000 ori în cazul seminţelor.

Diminuarea intensităţii procesului de respiraţie şi deci menţinerea valorii energetice a produselor agricole se realizează prin menţinerea pe tot parcursul procesului de valorificare a temperaturii optime. Aceasta variază în funcţie de specie şi soi în următoarele limite:

- ceapă şi unele soiuri de struguri – 0,2 –0 °C;
- soiurile de mere rezistente la frig şi pentru cele mai multe specii de legume şi fructe – 0 °C;
- soiurile de mere sensibile la frig +3 °C;
- cartofi +3...+4 °C;
- ardei, vinete, fasole-păstăi, tomate şi castraveţi +7...+9 °C;
- citrice şi banane +10...+11 °C.

După Moras şi Chapon (1983), merele păstrate la temperatura de 20°C au metabolismul intens şi se maturează de 7–10 ori mai repede comparativ cu cele păstrate la 0 °C, iar în cazul piersicilor, s-a consta-

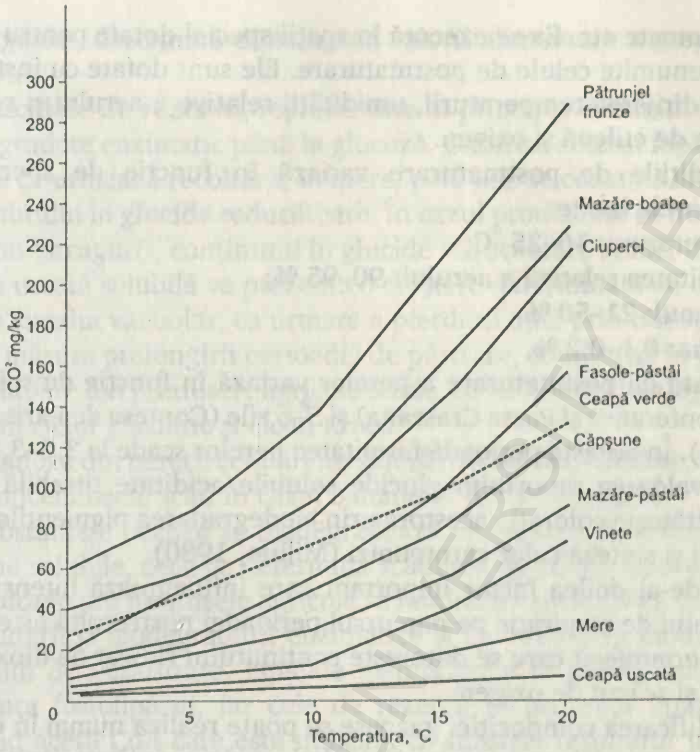


Fig. 12.1. Influenţa temperaturii asupra intensităţii procesului de respiraţie a unor legume şi fructe

tat că o zi de păstrare la temperatura de 25°C corespunde cu 16 zile de păstrare la 0 °C.

Variaţiile de temperatură au efecte negative asupra menţinerii calităţii produselor agricole. În cazul unor produse mai puţin perisabile (mere, cartofi, ceapă etc.), creşterea temperaturii cu 1–3 °C, timp de 1–2 zile, nu are efecte evidente din cauza conductibilităţii termice relativ scăzute a acestor produse. Dacă creşterea temperaturii durează o perioadă îndelungată, calitatea produselor şi durata de păstrare se reduc semnificativ.

În general, produsele cu un grad de maturare mai puţin avansat sunt mai sensibile la acţiunea temperaturilor coborâte, fiind mai susceptibile la dereglarea proceselor fiziologice.

Temperaturile ridicate sunt utilizate la sfârşitul perioadei de păstrare pentru postmaturarea legumelor şi a fructelor care nu s-au maturat pe parcursul păstrării. Această operaţiune tehnologică se aplică, mai ales, la fructele climacterice: banane, pere, piersici, caise,

mere, tomate etc. Ea se execută în spaţii special dotate pentru acest scop, denumite celule de postmaturare. Ele sunt dotate cu instalaţii pentru dirijarea temperaturii, umidităţii relative a aerului şi pentru admisia de etilenă şi oxigen.

Condiţiile de postmaturare variază în funcţie de specie în următoarele limite:

- temperatura: 16–25 °C;
- umiditatea relativă a aerului: 90–95 %;
- oxigenul: 21–50 %;
- etilena: 0,1–0,2 %.

Durata de postmaturare a perelor variază în funcţie de soi: 1–2 zile (Conferance şi Passa Crassana) şi 5–6 zile (Contesa de Paris şi Republica). În această perioadă fermitatea perelor scade la 3,0–3,5 kgf, creşte valoarea raportului glucide solubile/aciditate titrabilă şi se îmbunătăţeşte coloraţia acestora prin biodegradarea pigmenţilor clorofilieni şi sinteza celor carotenoizi (Millim, 1980).

Cel de-al doilea factor important care influenţează intensitatea procesului de respiraţie pe parcursul perioadei postrecoltă este *compoziţia atmosferei* care se datoreşte conţinutului ridicat de dioxid de carbon şi scăzut de oxigen.

Modificarea compoziţiei gazoase se poate realiza numai în celule construite special, care au pereţii izolaţi cu răşini poliesterice armate cu ţesături din fibră de sticlă, cu uşi etanşe, absorbitoare de dioxid de carbon şi convertizoare pentru oxigen. Realizarea în aceste celule a unei atmosfere cu compoziţia de 5 % CO_2 şi 3 % O_2 determină, după Monzini şi Gorini (1967), diminuarea intensităţii procesului de respiraţie cu 43 %.

Compoziţia optimă a atmosferei din spaţiile de păstrare variază în funcţie de specie. Pentru mere şi pere se utilizează 3 % CO_2 şi 3 % O_2.

Atmosfera controlată a determinat nu numai inhibarea intensităţii procesului de respiraţie, ci şi reducerea modificărilor de culoare şi de fermitate (Wankier ş.a., 1970), inhibarea biosintezei etilenei (Fidler şi North, 1971), nerealizarea gustului (Gherghi, 1985) şi a aromei caracteristice.

12.4. Alte modificări din produsele agricole recoltate

Utilizarea compuşilor energetici (glucide, protide, lipide), ca substrat în procesul de respiraţie şi biodegradarea vitaminelor şi a acizi-

lor organici, determină diminuarea valorii alimentare a produselor agricole.

Glucidele de rezervă, reprezentate în principal de amidon, sunt biodegradate enzimatic până la glucoză. Datorită acestui fapt, în perioada ce urmează recoltării, în mere, pere etc. se constată creşterea conţinutului în glucide reducătoare. În cazul produselor ce nu conţin amidon (struguri), conţinutul în glucide reducătoare scade, dar substanţa uscată solubilă va prezenta o creştere determinată de concentrarea sucului vacuolar, ca urmare a pierderii apei prin transpiraţie.

Pe măsura prelungirii perioadei de păstrare, conţinutul în glucide reducătoare din produsele agricole scade, ca rezultat al biodegradării lor prin ciclul glicolitic şi ciclul Krebs.

Celuloza din pereţii celulari nu suferă modificări evidente, în timp ce hemicelulozele scad în cazul bananelor de la 9 la 1,2 %.

Substanţele pectice se biodegradează enzimatic, cu formarea de pectine solubile, ceea ce determină scăderea fermităţii ţesuturilor.

Lipidele din produsele agricole se modifică cantitativ ca urmare a peroxidării şi biodegradării enzimatice şi calitativ prin modificarea gradului de nesaturare. Lipidele membranale se biodegradează în prezenţa fosfolipazei, iar cele de rezervă în prezenţa lipazei, rezultând acetil CoA care este utilizată ca substrat respirator în ciclul Krebs sau în diferite procese de biosinteză (acizi graşi, pigmenţi carotenoizi, gibereline, acid abscisic etc.).

Protidele suferă modificări cantitative mici, după recoltarea produselor agricole. În general, are loc biodegradarea lentă a conţinutului în protide, în prezenţa proteinazei, eliberarea aminoacizilor componenţi şi dezaminarea acestora. Cetoacizii rezultaţi sunt utilizaţi ca substrat respirator sau în diferite procese de biosinteză.

Biodegradarea glucidelor, lipidelor şi protidelor pe parcursul perioadei postrecoltă determină scăderea valorii energetice. Valoarea energetică a legumelor şi fructelor este, în general, scăzută şi variază între 40 şi 586 kJ/100 g parte edibilă, cu excepţia nucilor, alunelor, migdalelor, mazărei şi fasolei boabe care au valoarea energetică cuprinsă între 1 472 şi 2 950 kJ/100 g parte edibilă, precum şi a cariopselor de porumb care au o valoare alimentară de 1 570 kJ/100g.

Ţinând cont de intensitatea procesului de respiraţie al legumelor şi fructelor, s-a constatat o scădere medie a valorii energetice la 23 specii păstrate la 0 °C cu 1,7 % din valoarea iniţială/zi, iar la 20 °C, cu 14 % din valoarea energetică iniţială/zi.

Acizii organici existenţi în proporţie ridicată în produsele agricole nerecoltate se reduc cantitativ după recoltare, ca urmare a utilizării acestora în ciclul Krebs, a neutralizării sau a transformării în alţi compuşi organici.

Acidul malic este cel mai uşor oxidat. Din această cauză conţinutul în acest acid scade după 5 luni de păstrare a merelor cu 50–70 % din valoarea determinată la recoltare. Sunt oxidaţi apoi în ordinea: acidul citric şi acidul tartric. Din această cauză strugurii care sunt bogaţi în acid tartric, îşi menţin mai bine aciditatea comparativ cu merele.

Ca urmare a modificării conţinutului în glucide şi acizi organici, raportul glucide solubile/ aciditate titrabilă creşte, contribuind la realizarea gustului caracteristic produselor maturate. Modificarea valorii acestui raport este influenţată şi de temperatura de păstrare, deoarece la temperaturi coborâte acizii organici sunt oxidaţi mai repede comparativ cu glucidele.

Acidul ascorbic prezintă o scădere cantitativă după recoltarea produselor agricole, datorită activităţii ascorbinoxidazei.

Ritmul de biodegradare a acidului ascorbic este dependent de temperatură. Analizele efectuate la 8 specii de legume şi fructe au evidenţiat o scădere medie a acidului ascorbic de 2 ori mai mare la temperatura de 20 °C comparativ cu 10 °C.

Fac excepţie produsele care încolţesc (ceapă, cartofi) , în mugurii cărora s-a determinat creşterea conţinutului în acid ascorbic.

Compuşii fenolici acumulaţi în cantitate mare la începutul perioadei de creştere şi maturare sunt biodegradaţi enzimatic, ceea ce determină modificarea gustului astringent al acestor produse.

Oxidarea fenolilor simpli determină formarea de catechine, substanţe cu reactivitate mare, care în prezenţa peroxizilor ca şi catalizatori, se polimerizează formând complexe macromoleculare, insolubile. Aceste complexe care se formează în vacuolele celulelor determină brunificarea ţesuturilor în faza de senescenţă.

Pigmenţii suferă modificări evidente după recoltarea produselor agricole.

Conţinutul în clorofilă din aceste produse scade ca urmare a biodegradării catalizate de clorofilaze. Aceasta constituie pentru legumele frunzoase o depreciere calitativă, în timp ce pentru fructe, contribuie la realizarea culorii specifice.

Carotenul prezintă o creştere cantitativă în produsele agricole recoltate, iar în cazul tomatelor alături de caroten se biosintetizează şi licopenul. Ritmul de biosinteză al acestor pigmenţi este dependent de

temperatură. Astfel, licopenul a prezentat un maximum biosintetic la temperatura cuprinsă între 15 şi 20 °C. La temperaturi mai mari de 30 °C intensitatea procesului de biosinteză a licopenului este diminuată, fapt ce conduce la realizarea unei coloraţii nespecifice (gălbuie).

Scăderea conţinutului în clorofilă şi creşterea conţinutului în caroten, respectiv licopen, determină în cazul fructelor realizarea culorii specifice.

Conţinutul în pigmenţi antocianici prezintă modificări mai puţin evidente în perioada postrecoltă.

Modificările fiziologo-biochimice care au loc pe parcursul perioadei postrecoltă conduc la deprecierea calităţii produselor agricole recoltate la maturitatea deplină. În cazul celor recoltate înainte de maturitatea deplină, în prima perioadă are loc îmbunătăţirea calităţii acestora, concomitent cu realizarea maturităţii depline, iar în continuare are loc scăderea valorii calitative a acestora.

Prelungirea perioadei de păstrare a produselor agricole peste anumite limite care sunt specifice pentru fiecare produs în parte determină deprecierea lor calitativă. Aceasta constă în acumularea unor produşi rezultaţi din respiraţia anaerobă (alcooli, aldehide), care contribuie la realizarea unei arome anormale, scăderea fermităţii fructelor până la mălăieţire, oxidarea şi polimerizarea unor substanţe de natură fenolică, care determină modificarea culorii şi brunificarea ţesuturilor.

Dereglarea proceselor fiziologice în perioada de valorificare a produselor agricole contribuie în mare măsură la sporirea pierderilor şi a deprecierilor calitative.

Durata de menţinere a calităţii legumelor şi fructelor este corelată cu intensitatea proceselor metabolice, respectiv cu gradul de perisabilitate al acestora. Din acest punct de vedere, produsele horticole pot fi clasificate în modul următor:

excesiv de perisabile: loboda, spanacul, salata, tarhonul, ţelina pentru peţiol, frunzele de mărar, leuşteanul şi pătrunjelul, căpşunele, zmeura, murele;

foarte perisabile: castraveţii, ceapa şi usturoiul verde, dovleceii, fasolea, feniculii, sparanghelul, mazărea, ridichea de lună, coacăza, agrişele, afinele;

perisabile: anghinarea, pepenii galbeni, ardeii, bamele, conopida, tomatele, vinetele, cireşele, vişinele, caisele, prunele, piersicii, strugurii, perele;

mai puţin perisabile: ceapa, morcovii, guliile, ridichea, sfecla, pătrunjelul, păstârnacul, ţelina, hreanul,usturoiul, varza, merele, gutuii;

foarte puţin perisabile: nucile, alunele, migdalele, castanele.

O particularitate din punct de vedere fiziologic o prezintă *florile tăiate*, care se caracterizează printr-o intensitate mare a proceselor metabolice şi printr-o cantitate redusă de substanţe de rezervă. Din această cauză pentru menţinerea calităţii florilor este necesar să se asigure substratul respirator (zaharoza), să se inhibe biosinteza etilenei (cu tiosulfat de argint) şi să se împiedice dezvoltarea bacteriilor care ar putea obtura vasele conducătoare din tija floral (cu citrat de hidroxichinoleină).

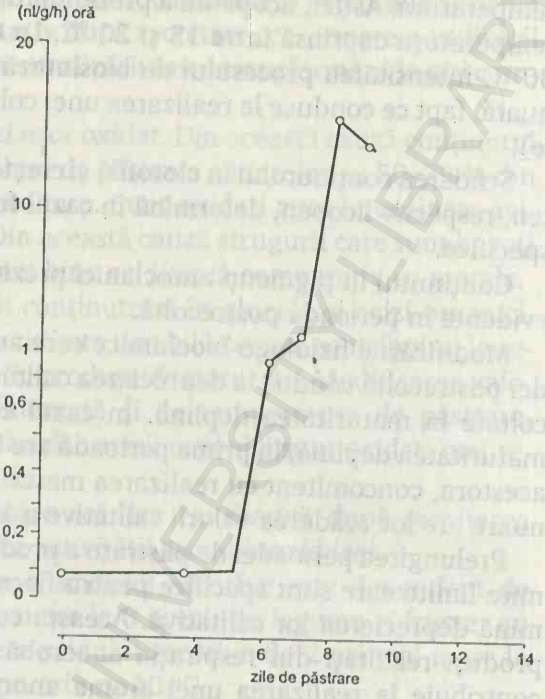


Fig. 12.2. Biosinteza etilenei în timpul păstrării florilor de garoafe

Recoltarea florilor se face înainte de maturitate, în faza de boboc închis–boboc deschis. Pe parcursul perioadei de valorificare are loc maturarea florilor care corespunde cu realizarea greutăţii sau a diametrului maxim.

Pe durata păstrării are loc un schimb de substanţe între flori şi soluţia conservantă. Florile absorb apă şi zaharoză şi elimină electroliţi şi compuşi organici solubili. Zaharoza este folosită în procesul de creştere şi ca substrat respirator, iar apa ca mijloc de vehiculare a zaharozei şi pentru menţinerea turgescenţei celulelor.

Determinările fiziologice relevă că pe parcursul perioadei de păstrare a garoafelor are loc intensificarea procesului de biosinteză a etilenei (*Fig. 12.2.*). Procesul de respiraţie prezintă la unele specii

două maximumuri climacterice (garoafe), la altele un maximum climacteric (*Freesia*), iar cele mai multe specii sunt neclimacterice.

În procesul de respiraţie sunt utilizate ca substrat atât glucidele din flori, cât şi o parte din zaharoza din soluţia nutritivă. Blocarea vaselor lemnoase de către bacterii sau bule de aer împiedică absorbţia zaharozei şi nutriţia florilor, stimulând trecerea la senescenţă. Concomitent este frânată şi absorbţia apei, ceea ce produce ofilirea petalelor şi a frunzelor.

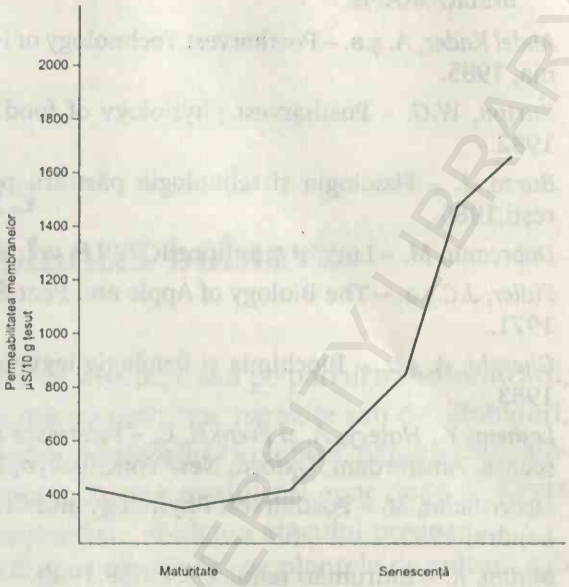


Fig. 12.3. Modificarea permeabilităţii membranelor plasmatice în timpul păstrării florilor de gladiole

Biosinteza etilenei determină creşterea permeabilităţii membranelor plasmatice (*Fig. 12.3.*), ceea ce contribuie la facilitarea contactului dintre enzime şi substrat şi deci la stimularea proceselor de biodegradare.

Modificarea permeabilităţii membranelor plasmatice facilitează eliberarea ionilor din celulele florilor în soluţia conservantă, ceea ce generează scăderea valorii potenţialului de membrană.

În cazul în care florile au fost polenizate, stresul produs de creşterea tubului polinic prin pistil stimulează sinteza etilenei, care prin efectul complex pe care îl are scurtează în mod evident durata de viaţă a florilor.

Fiziologia postrecoltă a produselor agricole reprezintă o ramură nouă a fiziologiei plantelor cu importanţă deosebită, deoarece fundamentează tehnologiile de valorificare a acestor produse.

BIBLIOGRAFIE

Abdel Kader, A. ş.a. – Postharvest Technology of Horticultural Crops. California, 1985.

Burton, W.G. – Postharvest physiology of food crops. Londra, New York, 1982.

Burzo, I. – Fiziologia şi tehnologia păstrării produselor horticole. Bucureşti,1986.

Dobreanu, M. – Lucrări ştiinţifice ICPVILF, vol. XI, 1979, 55–64.

Fidler, J.C.ş.a. – The Biology of Apple and Pear Storage. Berlin, Heidelberg, 1971.

Gherghi, A. ş.a. – Biochimia şi fiziologia legumelor şi fructelor. Bucureşti, 1983.

Leshem, Y., Halevy, A. şi Frenkel, C. – Processes and Control of Plant. Senescence. Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo, 1986.

Liebermann, M. – Postharvest Physiology and Crop Preservation. New York, Londra, 1983.

Millim, K. – Îndrumări tehnice ICPVILF,1980.

Monselise, S.P. – Handbook of Fruit Set and Development. Boca Raton, 1986.

Moras, P. şi *Chapon, J.F.* – Entreposage et conservation des fruits et legumes frais. Paris, 1983.

Pantastico, E.B. – Postharvest Physiology Handling and Utilisation of Tropical and Subtropical Fruits and Vegetables. Connecticut, 1975.

Salunke, D.K. şi *Desai, B.B.* – Postharvest Biotechnology of Vegetables. Boca Raton, 1984.

Thimann, K. V. – Senescence in Plants. Boca Raton, 1980.

Wankier, B.N. ş.a. – J. Am. Hart. Sci. 1970, 95, 604.

BCU IAŞI/CENTRU PATRIMONIU - DIGITAL LIBRARY

Capitolul 13
Fiziologia plantei bolnave

Pe parcursul perioadei de vegetaţie sau pe parcursul valorificării, plantele sunt atacate de microorganisme parazite sau de dăunători, care determină apariţia unor modificări citologice, fiziologice şi biochimice la organele afectate. Aceste modificări apar după o durată variabilă de timp, determinată de virulenţa atacului patogen.

Cei mai mulţi patogeni sunt răspândiţi pe plantele de cultură sub formă de spori. În cazul ciupercii *Phytophtora*, sporii se fixează pe planta-gazdă cu o veziculă ventrală ce conţine material adeziv (Hardham, 1992) şi se închistează. Pe măsură ce se hidratează cu apa sau cu exudatele provenite din frunze, sporii germinează, formând o hifă. Pentru creşterea hifei se utilizează glicoproteinele depozitate în vezicula situată pe partea dorsală a sporului sau proteine provenite de la plantă. În vârful hifei se acumulează un număr mare de mitocondrii, precum şi substanţe ce provin din reticulul endoplasmatic şi complexul Golgi, printre care se găsesc numeroase hidrolaze.

Hifele cu diametrul de 1 μm pătrund în spaţiile intercelulare prin răni, prin învelişul celular pe care îl biodegradează cu ajutorul enzimelor sau prin presiunea pe care o exercită asupra suprafeţei ţesuturilor. Ulterior pătrund în celule unde determină biodegradarea conţinutului acestora.

Patogenii care atacă plantele de cultură pot fi omnivori sau specializaţi. În ultimul caz recunoaşterea dintre gazdă şi patogen se face pe cale chimică.

Răspunsul plantelor la atacul patogen se realizează cu mijloacele specifice, ereditare, pe care le posedă sau pot să reacţioneze în mod activ, prin procese de biosinteză şi prin modificarea metabolismului.

13.1. Rezistenţa plantelor la atacul patogen

Agenţii patogeni prezintă, în general, o mare specificitate, evoluţia atacului fiind determinată de recunoaşterea reciprocă dintre gazdă şi agentul patogen. Recunoaşterea moleculară se realizează la nivelul celulelor de la suprafaţa organelor plantelor şi este considerată ca o interacţiune între receptori sau cognori (Burke ş.a.,1980) şi liganzi sau cognoni.

Planta potenţial gazdă poate fi capabilă să detecteze sau să recunoască un potenţial patogen ca străin sau "propriu" şi în funcţie de acest act al recunoaşterii să reacţioneze prin inducerea mecanismelor de rezistenţă.

Plantele pot recunoaşte patogenii ca "proprii" sau "neproprii" printr-un mecanism biochimic specific. Astfel, pereţii celulari ai patogenilor conţin numeroase poliglucide structurale (Aronson, 1981), dintre care β-glucanii şi chitosanul pot avea rol în acest proces de recunoaştere. Dintre substanţele existente în plante pot să participe în procesul de recunoaştere lectinele sau compuşi asemănători cu aceste substanţe. Între aceşti compuşi se presupune că există trei tipuri de interacţiuni de bază care constau în:

- legarea receptorilor patogenului de receptorii plantei, cu transmiterea unui semnal în restul celulei, prin intermediul unui mesager secundar (Alberseim şi Anderson-Pronty, 1975; Callow, 1977);
- formarea unui complex cu ADN-ul plantei (Hadwiger şi Lonschke, 1981);
- eliberarea în prezenţa enzimelor a unor elicitori (West, 1981).

Membrana plasmatică reprezintă situsul de recepţie şi transmitere a stimulului chimic. După Boller (1995), receptorii pentru semnalele hidrofile se găsesc la exteriorul plasmalemei. Semnalele microbiene pot fi constituite din fragmente de glucani, chitină, glicopeptide, peptide, proteine etc. care au rol de elicitori. Hahlbrock ş.a.(1981) apreciază că poliglucidele din ţesuturile externe ale patogenului pot determina schimbarea expresiei genelor care determină sinteza ARNm şi a protein-enzimelor implicate în mecanismul de rezistenţă la atacul patogen. Pillai şi Weete (1975) consideră că β-glucanii au acţiune primară în inducerea schimbărilor în expresia genelor şi în modificările metabolice care conduc la acumularea unor substanţe toxice pentru patogen, fitoalexinele.

Chitosanii proveniţi din agenţii patogeni au fost identificaţi în celulele plantei-gazdă, prin tehnici imuno- şi citochimice (Hadwiger

ş.a., 1981), şi s-a constatat acumularea lor în nucleu. Se consideră că legarea chitosanilor la regiunea reglatoare a heterocromatinei determină schimbări în expresia genelor, care conduc la sinteza fitoalexinelor şi/sau a enzimelor capabile să elibereze inhibitori ai chitosanului, din pereţii celulari ai ciupercii.

Acţiunea menţionată poate să aibă loc şi în sens invers. Astfel, monomerii cutinei reprezintă semnale pentru inducerea expresiei genelor implicate în codificarea sintezei cutinazei în ciuperca *Fusarium solani* (Fasket, 1994).

Transmiterea informaţiei de la receptor la celelalte structuri celulare se poate realiza prin modificarea potenţialului de membrană, producerea de peroxizi sau prin biodegradarea lipidelor şi producerea de diacilglicerol.

Rezistenţa naturală la atacul patogen care este controlată genetic, precum şi condiţiile mediului sunt factorii decisivi în interacţiunea dintre plantă şi patogen. Plantele conţin mai mult de o mie de gene de rezistenţă cu specificitate pentru viruşi, bacterii, ciuperci sau nematozi. Ipoteza "gene pentru gene" elaborată de Flor (1947) presupune că pentru fiecare genă care asigură plantei rezistenţa la atacul patogen există o genă corespunzătoare la patogen, care îl face avirulent.

În interacţiunile compatibile, gazda nu are gena de rezistenţă şi ca urmare patogenul secretă un număr de factori de virulenţă şi proteine toxice, care mediază un răspuns hipersensitiv din partea plantei-gazdă. Răspunsul hipersensitiv constă, după Agrios (1988), în moartea celulelor plantei-gazdă, în câteva ore după contactul cu patogenul şi se manifestă sub forma unor suprafeţe necrozate. Aceasta determină oprirea extinderii patogenului în celulele plantei-gazdă.

În interacţiunile incompatibile, genele de avirulenţă (Avr) ale patogenului determină producerea unui mesager chimic (elicitor), care interacţionează cu genele de rezistenţă ale plantei-gazdă (R), determinând activarea genelor de apărare ale gazdei (Bent, 1996). Drept rezultat se declanşează mecanismele de apărare care conduc la blocarea sau frânarea dezvoltării patogenului (Knogge, 1996).

Mecanismele de apărare constau, după Hammond-Kosak ş.a. (1986), în:

- producerea de specii reactive de oxigen (superoxid, apă oxigenată etc.), care sunt toxice pentru celule;
- sinteza de acid benzoic şi salicilic şi a glucozizilor acestora, care sunt toxici;

- sinteza de proteine extracelulare, codificate de genele PR, dintre care fac parte chitinasa şi glucanasa (Dixon ş.a., 1994);
- sinteza lipoxigenazei şi a fitoalexinelor;
- îngroşarea pereţilor celulari care întârzie sau împiedică pătrunderea patogenilor în celule.

Genele de avirulenţă sunt gene dominante. Ele au fost clonate, dar mecanismul expresiei lor prin care se realizează avirulenţa nu este cunoscut (Fosket, 1992).

Rezistenţa plantelor la atacul patogen reprezintă abilitatea acestora de a preveni sau de a diminua atacul patogen. Aceasta se realizează pe cale pasivă şi activă, prin realizarea de bariere fizice sau prin mijloace de apărare chimice.

Rezistenţa pasivă se datoreşte existenţei unor bariere fizice şi a unor substanţe chimice, care se opun extinderii atacului patogen.

Barierele fizice sunt reprezentate de cerurile, cuticula, suberul şi lignina care acoperă suprafeţele exterioare ale produselor agricole.

Cuticula este alcătuită din cutină, polimer al epoxiacizilor graşi şi constituie o barieră fizică, dar şi o barieră chimică datorită fenolilor şi acizilor organici pe care îi conţine şi care împiedică dezvoltarea ciupercilor parazite (Sterling, 1984). Cuticula şi peretele celular reprezintă deci prima barieră fizică, iar grosimea cuticulei şi a peretelui celular este corelată semnificativ cu gradul de rezistenţă la penetrarea agenţilor patogeni. Printre compuşii chimici pe care îi conţine cuticula fructelor citrice se găseşte şi nonanalul, care are un efect contrar, stimulând germinarea sporilor de ciuperci.

O altă barieră fizică o constituie suberina, care reprezintă un înveliş protector pentru tuberculii de cartof. Aceasta asigură protecţia nu numai la atacul patogen, ci şi la lovituri.

Barierele fizice sunt penetrate de agenţii patogeni pe cale mecanică şi enzimatică. Penetrarea pe cale mecanică a barierelor fizice se realizează prin exercitarea de către parazit a unei presiuni asupra celulelor-gazdă. Astfel, Dikinson (1972) a constatat că ciuperca *Botrytis cinerea* exercită o presiune suficient de mare pe suprafaţa fructelor, pentru a străbate cuticula şi a penetra în celulele epidermei.

Microorganismele pot secreta şi enzime cu ajutorul cărora pot pătrunde în celule. Astfel, *Rhisopus, Penicillium* şi *Sclerotinia* secretă endopoligalacturonaze, endopectinliaze, endopectatliaze, care descompun acizii poligalacturonici, pectinele şi, respectiv, acizii pectici. Ca urmare a descompunerii acestor substanţe, celulele se

desprind unele de altele, permiţând penetrarea agenţilor patogeni printre acestea.

Alte microorganisme sunt capabile să secrete cutinază, care determină descompunerea cutinei, facilitând penetrarea în ţesuturi a agenţilor patogeni.

Stomatele pot să constituie porţi de intrare pentru unii agenţi patogeni. De exemplu, tubul germinativ al uredosporilor ciupercii *Puccinia graminis* pot străbate stomatele deschise şi pătrund cu dificultate pe cele închise (Hart şi Forbes, 1935).

În cazul tulpinilor, lenticelele au un rol similar cu cel al stomatelor. În cazul în care lenticelele sunt deschise, se creează o cale de penetrare pentru agenţii patogeni. Pe această cale pătrund în tuberculii de *Solanum tuberosum* şi în fructe numeroşi agenţi patogeni. Secţiunile efectuate prin merele atacate de *Gloeosporium perennans* (Edney, 1958) şi a tuberculilor ce prezintă atac produs de *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica* (Manners şi Myers, 1971) au dovedit că în ambele cazuri patogenii au pătruns prin lenticele.

La unele organe ale plantelor au fost identificate şi bariere interne care se opun penetrării agenţilor patogeni. De exemplu, la soiul de grâu Acme, sub epiderma frunzelor există benzi de sclerenchim mai mult sau mai puţin continue, care împiedică penetrarea speciilor de *Puccinia*.

Rezistenţa pasivă pe cale chimică este asigurată de prezenţa a diferite substanţe antimicrobiene. Acestea inhibă dezvoltarea paraziţilor sau distrug bacteriile şi ciupercile parazite. Mansfield (1983) include în această grupă: fenolii, flavonele, terpenele, saponinele etc.

În continuare prezentăm substanţele cu acţiune bactericidă sau micotică.

Alicina, izolată din usturoi, în concentraţie de 1 parte la 25 000 părţi inhibă dezvoltarea bacteriilor.

Tetrahidroalicina şi dimetil-tiosulfinatul, izolate din ceapă, asigură protecţia împotriva atacului produs de ciuperca *Penicillium*. Alături de aceste substanţe, Walker şi Stahmann (1955) menţionează şi catecolul şi acidul protocatehic.

Saponinele, dintre care fac parte avenacina şi avenacosidul din ovăz şi α-tomatina extrasă din tomate, au un efect bactericid. Solanina şi α-chaconina din tuberculii de cartof au un rol similar.

Sinigrina, extrasă din hrean, varză şi ridichi, are de asemenea efect bactericid.

Tulipozidul, extras din bulbii de lalele, are un efect protector împotriva atacului produs de ciupercile *Fusarium* şi *Botrytis*.

Glicozizii cianogenetici: amigdalina şi prunazina şi acidul hidrocianic asigură protecţia împotriva atacului produs de ciupercile din genul *Fusarium*.

Glucozinolaţii şi dintre aceştia *izotiocianaţii, nitrilii* şi *tiocianaţii* au de asemenea un efect antipatogen.

Din morcovi s-a extras un complex de substanţe cu proprietăţi antiseptice în compoziţia căruia s-a determinat: *a-pinenul, acizii ferulic, cafeic, clorogenic, vanilic* şi *benzoic*. De asemenea, *acidul protocatehic, catechina* şi *quercetina* pot fi incluse în grupa substanţelor cu acţiune bactericidă şi micotică.

În cazul plantelor de măr şi păr un rol deosebit în realizarea rezistenţei pe cale chimică la atacul produs de ciuperca *Venturia inaequalis* îl are acidul clorogenic, florizinul, arabutinul şi acidul izoclorogenic (Kirkham, 1957).

Dintre substanţele menţionate anterior, fenolii au suscitat un interes deosebit, deoarece ţesuturile exterioare ale plantelor, care sunt primele atacate de microorganismele parazite, au conţinutul cel mai mare de fenoli şi enzime fenolice. Cercetările efectuate au relevat că fenolii liberi sub formă redusă nu sunt toxici. Când ţesuturile sunt atacate de paraziţi, permeabilitatea membranelor plasmatice creşte, favorizând contactul dintre fenolii din vacuole, enzimele oxidative şi oxigenul din citoplasmă. Rezultă chinone care sunt toxice pentru patogeni, dar au însă viaţă scurtă. Dintre fenoli, orto- şi parafenolii sunt mai activi comparativ cu metafenolii.

Ulterior chinonele polimerizează, reacţionează cu grupul hidroxil al glucidelor sau cu alte grupări ale proteinelor, formând complexe de culoare brună, care conferă culoarea caracteristică pentru fructele putrezite.

Rezistenţa activă a plantelor la atacul patogen se realizează pe mai multe căi:

- prin sinteza "de novo" a substanţelor fenolice;
- prin împiedicarea nutriţiei sau a inmulţirii parazitului;
- prin biosinteza fitoalexinelor, care constituie principala cale de rezistenţă activă;
- prin izolarea ţesuturilor atacate de paraziţi, prin biosinteza suberinei.

Uritani (1965) a constatat că în ţesuturile plantelor are loc sinteza "de novo" a enzimelor fenolice şi în unele cazuri biosinteza fenolilor.

Oxidarea fenolilor şi formarea chinonelor toxice pentru microorganismele parazite sporesc rezistenţa ţesuturilor plantelor la atacul patogen (Oku, 1962).

În cazul atacului produs de viruşi, Dawson şi Hilf (1992) relevă existenţa unui mecanism de apărare activă specific. Astfel, planta-gazdă produce un inhibitor al proteazei, care previne descompunerea proteinelor la aminoacizi şi utilizarea acestora în procesul de biosinteză a proteinelor proprii virusului. În cazul soiurilor de tomate rezistente la virusul mozaicului tutunului, prezenţa genei Tm-1 împiedică replicarea acestuia în citoplasma celulelor plantei-gazdă.

Atacul ciupercilor parazite determină şi biosinteza unor substanţe nespecifice, toxice pentru patogeni, care au fost denumite *fitoalexine*. Biosinteza fitoalexinelor este iniţiată de producerea de către celulele plantelor atacate de microorganismele parazite sau de către înşişi agenţii patogeni ai unor substanţe chimice cu compoziţie foarte variată, care stimulează biosinteza fitoalexinelor. Aceste substanţe au fost denumite *elicitori* şi au fost identificate în hibrizii rezistenţi la boli. Din punct de vedere biochimic, elicitorii sunt: glicoproteine, fracţiuni lipidice, substanţe pectice, fenoli, terpene, steroli etc. şi au fost identificate pentru prima dată de Muller şi Borger (1941).

Elicitorii induc expresia unui grup de gene implicate în apărarea plantei faţă de atacul patogen care codifică enzimele implicate în sinteza fitoalexinelor, precum şi a substanţelor fenolice (fenilalaninamoniu liază, calcon sintază, calcon izomerază, cinamil-alcool dehidrogenază etc.).

Se consideră că speciile virulente de patogeni nu determină biosinteza fitoalexinelor, favorizându-se în felul acesta extinderea atacului patogen.

În ultimii ani au fost izolate un număr mare de fitoalexine din diferite specii de plante, atacate de patogeni (Bailey şi Mansfield, 1982; Mansfield, 1986). Structura unor fitoalexine a fost confirmată prin sinteză (Ebel, 1986) şi multe dintre acestea sunt fenilpropanoizi, derivaţi din fenilalanină.

Mansfield (1983) a făcut o sinteză a principalelor fitoalexine identificate în plantele de cultură, dintre care se pot menţiona:

Pisatina (flavonoid), care este biosintetizată de plantele de *Pisum*, atacate de ficomicete.

Faseolina, faseolidina, faseolinizoflavan (flavonoide) şi *cumasterolul*, izolate din plantele de *Phaseolus* atacate de *Monilia*. Faseolina a fost identificată şi în plantele de *Glycine* atacate de *Phitophtora*.

Gliceolina (flavonoid) a fost identificată în plantele de *Glycine max*.

Capsidolul a fost identificat în plantele de *Capsicum*, atacate de ciuperci parazite.

Xantotoxina a fost izolată din *Pastinaca sativa*.

Rhisitina, rishitinolul, fituberina şi *lubimisina* (terpenoizi) au fost identificate în tuberculii de cartof atacaţi de ciuperci parazite. Alături de aceste substanţe în tuberculii de cartof au mai fost identificaţi acidul cafeic şi acidul clorogenic.

Gossipalul şi *vergosinul* sunt biosintetizate de plantele de bumbac.

Florizinul este sintetizat de mere, iar *arabutinul* de perele atacate de patogeni.

Dintre substanţele fenolice cu rol fitoalexinic mai sunt menţionate *avenalumina* biosintetizată de plantele graminee şi *viniferina* produsă de *Vitis vinifera*.

Fitoalexinele sunt produse de celulele vii, învecinate cu cele atacate de patogeni şi difuzează în celelalte celule sau sunt excretate spre exterior. În general, fitoalexinele nu sunt translocate pe distanţe mari şi, ca urmare, sunt identificate în apropierea locului de sinteză (Mansfield şi Deverall, 1974).

Rezistenţa patogenilor la acţiunea fitoalexinelor se poate realiza după Nishimura, Vance şi Doke (1967) pe mai multe căi.

În cazul plantelor de *Pisum sativum*, ciuperca *Mycosphaerella pinodes* produce două peptide cu greutate moleculară mică, care inhibă acumularea pisatinei în frunze.

Unele rase ale patogenilor pot fi capabile să inactiveze fitoalexinele produse de planta-gazdă.

Unii patogeni virulenţi au o sensibilitate mai redusă la acţiunea fitoalexinelor, comparativ cu patogenii avirulenţi.

Un alt mecanism de apărare a plantelor împotriva atacului fitopatogen îl constituie blocarea lenticelelor cu suberină, depunerea de suberină şi lignină pe pereţii celulari şi izolarea ţesuturilor atacate prin suberificarea celulelor învecinate.

Procesul de izolare a ţesuturilor atacate de microorganismele parazite prin suberificarea celulelor învecinate este caracteristic pentru tuberculii de cartof, constituind o cale importantă de prevenire a atacului patogen.

13.2. Modificările fiziologice din plantele atacate de microorganismele parazite

Ritmul de invadare a ţesuturilor vegetale de către microorganismele parazite este inhibat de biosinteza fitoalexinelor şi favorizat de prezenţa stomatelor şi lenticelelor deschise, a ţesuturilor lezate şi de producerea de micotoxine de către patogeni. Micotoxinele sunt substanţe cu compoziţia chimică diferită, care sunt toxice pentru celulele plantelor atacate.

Cercetările recente au identificat circa 120 compuşi fitotoxici produşi de 115 agenţi patogeni.

Cele mai cunoscute micotoxine sintetizate de patogeni sunt următoarele:

- Speciile de *Alternaria* biosintetizează: acid alternaric, alternarial monometil ester, radicină şi cetolactone.
- Speciile de *Fusarium* biosintetizează: acid fusaric, licomarasmină şi acid licomarasmic.
- Speciile de *Aspergillus* biosintetizează aflatoxină şi malformin.
- *Penicillium* biosintetizează expansină.

Desfăşurarea normală a proceselor fiziologice în celulele plantei-gazdă este perturbată de atacul produs de microooorganismele parazite şi de prezenţa micotoxinelor, ceea ce are drept urmare diminuarea producţiei şi a calităţii acesteia.

Efectul primar al atacului patogen se manifestă la nivel celular, dar ulterior se observă modificările metabolismului plantei întregi, modificări ce se manifestă în transportul substanţelor prin plantă, în procesul de creştere, în abscisia florilor şi a fructelor etc.

13.2.1. Efectele atacului patogen asupra fotosintezei

Cloroplastele din frunzele atacate de patogeni prezintă simptome de degenerare sau de senescenţă, iar conţinutul în clorofilă este redus, ca urmare a activităţii clorofilazelor (Peterson şi Vinney, 1938).

În ceea ce priveşte intensitatea procesului de fotosinteză s-a constatat o diminuare sau o intensificare, în funcţie de agentul patogen şi de ţesutul afectat. În cazul atacului produs de *Puccinia graminis*, poate avea loc iniţial o stimulare a procesului de fotosinteză în zona afectată, urmată de un declin pe măsura evoluţiei atacului. Cloroplastele izolate din frunzele de *Triticum* atacate de *Puccinia glumarum* au fost capabile să desfăşoare atât reacţia Hill, cât şi procesul de fosforilare

fotosintetică, similar cu cloroplastele izolate din frunzele sănătoase (Harding, 1976).

Activitatea ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei a fost mai scăzută în frunzele atacate de patogeni, fiind asemănătoare cu activitatea din frunzele senescente. Conţinutul în clorofilă a ţesuturilor a scăzut pe măsură ce atacul patogen a progresat (Scoles şi Farrar,1989). În cazul atacului produs de *Puccinia* s-a remarcat frecvent acumularea amidonului în jurul leziunilor produse de paraziţi. Această acumulare este însoţită de intensificarea activităţii glucozo-1-fosfat adeniltransferazei, enzimă implicată în biosinteza amidonului (Macdonald şi Strobel, 1970).

Deşi aparent modificările produse de diferiţi agenţi patogeni sunt similare, mecanismele prin care este afectat procesul de fotosinteză sunt diverse şi adesea neelucidate. Efectele patogenilor asupra ratei asimilării diferă în funcţie de gen şi uneori de specie (Harding, 1976). În unele infecţii virale s-a constatat reducerea numărului cloroplastelor, dar efectele asupra ratei fotosintezei au fost reduse (Smith şi Neales, 1977). În alte cazuri rata totală a fotosintezei nu a fost afectată în mod evident, dar unii compuşi ca, de exemplu, acizii organici şi aminoacizii au prezentat variaţii datorită utilizării lor de patogeni (Bredbrook şi Matthews, 1973).

13.2.2. Efectele atacului patogen asupra procesului de respiraţie

În cele mai multe cazuri de atac patogen s-a constatat creşterea intensităţii procesului de respiraţie a plantelor (Smedegaard, Petersen şi Tolstrup, 1985). Cercetările efectuate de autori au dovedit însă că atacul produs de patogenii virulenţi afectează rapid ultrastructura celulară, determinând scăderea intensităţii procesului de respiraţie.

Modificarea intensităţii procesului de respiraţie nu este însă caracteristică numai pentru atacul patogen, deoarece numeroşi factori (leziuni mecanice, compuşi chimici, temperatură etc.) pot modifica intensitatea acestui proces.

Intensificarea procesului de respiraţie a plantelor atacate de patogeni se poate datora următorilor factori:

- pierderii compartimentării celulare, ceea ce facilitează contactul dintre enzimele oxidative şi hexozele eliberate din vacuole sau rezultate din hidroliza amidonului provenit din amiloplastele deteriorate;

- creşterii concentraţiei unor enzime şi a substratului enzimatic;
- necuplarea oxidărilor cu fosforilările oxidative;
- biosintezei etilenei în ţesuturile lezate, care are efect stimulator asupra procesului de respiraţie.

Allen (1953) a precizat că la plantele atacate de patogeni nu se manifestă efectul Pasteur. De asemenea, procesul de respiraţie se desfăşoară pe cale alternativă, în care energia produsă în procesul de respiraţie este eliminată sub formă de căldură, iar ritmul de desfăşurare a acestui proces, respectiv cantitatea de dioxid de carbon degajată în unitatea de timp, este mai mare comparativ cu a plantelor sănătoase.

Cercetările referitoare la enzimele oxidative au precizat că rolul enzimei finale a procesului de respiraţie, respectiv al citocromoxidazei, este preluat de o flavoproteină terminală.

Rubin şi Artsikovska (1985) au constatat creşterea activităţii polifenoloxidazei şi ascorbinoxidazei în ţesuturile afectate. Polifenoloxidaza poate avea un rol specific în oxidarea polifenolilor la chinone, substanţe toxice pentru patogeni. Atât această enzimă, cât şi ascorbinoxidaza necesită NADPH ca şi cofactor, care este, probabil, produs în ciclul hexozo monofosfat.

Nelipsită de importanţă este şi peroxidaza, care descompune peroxidul de hidrogen în prezenţa unor compuşi fenolici. În frunzele rezistente la atacul de *Botrytis cinerea* peroxidaza înlocuieşte aproape complet citocromoxidaza, ca oxidază terminală (Rubin şi Artsikovska, 1963).

13.2.3. Efectele atacului patogen asupra creşterii plantelor

Numeroase cercetări au stabilit că atacul patogen reduce ritmul de creştere al plantelor şi, respectiv, producţia, dar căile prin care se realizează acest proces au fost precizate numai de curând (Sequeira, 1973). În general, aceste efecte au fost corelate cu concentraţia substanţelor de creştere din ţesuturi. În multe din cazurile analizate, agenţii patogeni au determinat sporirea concentraţiei hormonilor de creştere din ţesuturile afectate.

Auxina este produsă de mulţi agenţi patogeni cultivaţi pe medii de cultură (Wood, 1967). Plantele bolnave conţin deseori concentraţii mari de auxină, în special în cazul agenţilor patogeni care provoacă hipertrofii. Aşa este cazul ciupercii *Puccinia carthami*, care provoacă hipertrofia hipocotilului de *Helianthus annuus* (Daly şi Inman, 1958).

Concentraţia de auxină din hipocotilele atacate de patogen, la 14 zile după incubaţie, a fost de 7 ori mai mare comparativ cu hipocotilele sănătoase. Simularea simptomelor atacului patogen prin aplicarea auxinei nu au dat rezultate în multe cazuri, astfel încât rolul auxinei în producerea hipertrofiilor este încă incert.

Giberelinele sunt produse atât de plantele superioare, cât şi de ciupercile parazite. Unele hipertrofii ale plantelor, atribuite iniţial concentraţiilor mari de auxină, s-a dovedit că sunt produse de concentraţiile mari de gibereline (Phillips, 1975). Există însă puţine date cu privire la semnificaţia patologică a acestor hormoni.

Citochininele, prin efectul stimulator asupra diviziunii celulare, pot fi implicate în hipertrofierea unor ţesuturi. Ingram (1969) a constatat că în culturile de ţesuturi infectate cu *Plasmodiophora brassicae* s-au sintetizat citochinine, iar Dekhuijzen şi Overeem (1971) au precizat că în acest caz se biosintetizează zeatină. În galele produse pe frunzele de *Olea europea* de către *Pseudomonas syringae* fr. *savastanoi* sunt implicate citochininele şi auxina (Surico, Iacobellis şi Sisto, 1985).

Etilena prezintă o intensificare a procesului de biosinteză în ţesuturile afectate de microorganismele parazite, iar creşterea şi descreşterea ritmului de sinteză a acestui hormon este corelată cu rezistenţa la atacul patogen. În acest sens, Stahmann, Clare şi Woodbury (1969) au constatat că producerea de etilenă, însoţită de creşterea activităţii oxidazei şi peroxidazei, a constituit calea prin care s-a realizat rezistenţa plantelor de *Ipomaea batatas*, la atacul produs de *Ceratocystis fimbriata*. Aceste rezultate nu au fost confirmate de cercetările efectuate de Hislop şi Stahmann (1971).

Acidul abscisic, ca hormon inhibitor de creştere, determină la plantele de *Nicotiana tabacum* atacate de *Pseudomonas solanacearum* diminuarea ritmului de multiplicare a bacteriei şi de alungire a internodiilor plantelor (Steadman şi Sequeira, 1970).

Wise şi De Vay (1970), studiind atacul de *Vetricillium albo-atrum* asupra plantei de *Gossypium*, au conchis că modificarea concentraţiei de acid abscisic, auxină şi etilenă din planta-gazdă determină defolierea acesteia.

13.2.4. Efectele atacului patogen asupra transportului substanţelor prin plante

Agenţii patogeni: micoplasmele, viruşii, bacteriile şi ciupercile, prin modificările pe care le produc în ţesuturile plantelor, afectează circulaţia substanţelor prin ţesuturi.

Celulele rădăcinilor degenerează ca urmare a atacului patogen, se modifică permeabilitatea membranelor plasmatice, iar vasele conducătoare sunt blocate.

Xilemul pare a fi locul de multiplicare rapidă a bacteriilor, probabil datorită presiunii osmotice mai scăzute din vasele lemnoase comparativ cu cele liberiene. Ocluzia vaselor conducătoare ca urmare a prezenţei patogenilor şi a acumulării substanţelor secretate de aceştia, cât şi ca urmare a formării tilelor, frânează sau blochează circulaţia substanţelor.

Dimond (1970), studiind mecanismul procesului de ofilire al plantelor atacate de patogeni, a ajuns la concluzia că principala cauză o constituie blocarea vaselor conducătoare din xilem. Aceasta este rezultatul acumulării produşilor rezultaţi din biodegradarea pereţilor acestor vase, sub acţiunea enzimelor produse de patogeni (Dimond, 1970), iar inhibarea activităţii enzimelor reduce procesul de ofilire a plantelor.

Gaumann (1971) consideră că ofilirea se datoreşte prezenţei unor toxine sintetizate de patogeni. Prima toxină analizată a fost licomarasmina, o dipeptidă produsă de culturile bătrâne de *Fusarium oxysporum* ssp. *lycopersici* (Gaumann, 1951). Ulterior a fost studiat acidul fusaric (Gaumann, 1957), produs de culturile tinere de *Fusarium*, care atacă fructele de *Lycopersicon esculentum*. Ca şi licomarasmina, acidul fusaric se pare că dereglează metabolismul plantei gazdă prin modificarea permeabilităţii membranelor plasmatice. În ambele cazuri, plantele tratate cu aceste toxine au prezentat o creştere foarte evidentă a eliberării electroliţilor din celule, precum şi a apei, iar ritmul de transport al apei a fost încetinit.

În ceea ce priveşte pierderea apei din ţesuturi, Yarwood (1947) a precizat că în primele etape ale atacului produs de *Uromyces appendiculata*, la plantele de *Phaseolus*, intensitatea procesului de transpiraţie a reprezentat 70 % din transpiraţia frunzelor sănătoase. Aceasta s-a datorat faptului că stomatele din apropierea hifelor nu s-au deschis în timpul zilei. După străpungerea epidermei de către hifele ciupercii, intensitatea procesului de transpiraţie s-a dublat.

Numeroşi patogeni produc putrezirea rădăcinilor şi căderea cerealelor, aşa cum este cazul lui *Gueumannomyces graminis*.

În frunzele infectate se constată reţinerea asimilatelor de către ciuperci (Thrower, 1965), iar în unele cazuri s-a constatat că patogenii nu numai că reduc exportul asimilatelor, dar şi determină importul acestora din alte organe (Livne şi Daly,1966).

Ahmad ş.a. (1982) au precizat că în frunzele atacate de patogeni nu sunt reţinute numai glucidele, ci şi unii ioni ca: azotul, fosforul şi potasiul.

13.2.5. Efectele atacului patogen asupra metabolismului azotului şi al acizilor nucleici

Atacul patogen are ca efect apariţia în ţesuturile infectate ale plantei-gazdă de ADN şi/sau ARN, specifici patogenului. În acelaşi timp virusii, bacteriile şi ciupercile afectează, de asemenea, acumularea acizilor nucleici în planta-gazdă. La început poate avea loc o creştere a biosintezei ARN-ului, în special a ARN-ului citoplasmatic, în timp ce în fazele finale ale infecţiei are loc o diminuare a ARNr şi a numărului de ribozomi din cloroplaste.

Infecţia este însoţită de biosinteza unor noi proteine de către patogen, de modificări cantitative şi calitative ale procesului de biosinteză a proteinelor din celulele-gazdă, modificări ce pot influenţa procesul de infecţie.

În ultimele faze ale infecţiei are loc scăderea ritmului de sinteză a proteinelor şi creşterea activităţii enzimelor proteolitice. În această fază are loc eliminarea de amoniu şi sporirea concentraţiei unor aminoacizi şi amide.

BIBLIOGRAFIE

Agrios, G.N. – Plant. Pathology. Londra, 1988.

Ahmed, I. ş.a. – Physiol. Plant. Pathol. 1982, 21, 335–346.

Akai, S. – Histology of Defence in Plants., în Plant. Pathology, vol. 1, Horsfall şi Dimond edit. New York. 1982.

Albersheim, P. şi *Anderson-Prouty, A.J.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1975, 26, 31–52.

Allen, P.J. – Phytoplatology, 1953, 43, 229–239.

Aronson, J.M. – în Biology of Conidial Fungi, vol. 2, Cole şi Kendric edit. Londra, 1984.

Bailey, J.A. şi *Mansfield, J.W.* – Phytoalexins. Glasgow, 1982.

Batts, C.C.V. – Trans. Br. Mycol. Soc. 1955, 38, 465–475.

Bedbrook, J.R. şi *Matthews, R.F.* – Virology. 1973, 53, 84–91.

Bent, A. – The Plant. Cell. 1996, 8, 1757–1771.

Boller, T. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1995, 46, 189–214.

Burke, D. ş.a. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1980, 77, 318–322.

Callow, J.A. – Adv. Bot. Res. 1977, 4, 1–49.

Daly, J.M. şi *Inman, R.E.* – Phytopatology. 1958, 48, 91–97.

Daly, J.M., Inman, R.E. şi *Lione, A.* – Plant. Physiol. (Lancester), 1962, 37, 531–538.

Dawson, W.O. şi *Hilf, M.E.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1992, 43, 527–555.

Dekhuijzen, H.M. şi *Overeem, J.C.* – Physiol. Plant. Pathol. 1971, 1, 151–161.

Dickson, S. – în Plant. Patology and Advanced Treatise, vol. 7. Londra, New York, 1972.

Dimond, A.E. – Ann. Rev. Plant. Phytopatol. 1970, 5, 301–322.

Dixon, R.A. ş.a. – Ann. Rev. Phytopatol. 1994, 32, 479–501.

Ebel, J. – Ann. Rev. Phytopatol. 1986, 24, 235–264.

Edney, L.L. – Ann. Appl. Biol. 1958, 46, 622–629.

Flor, H.H. – Ann. Rev. Phytopatol. 1971, 9, 275–296.

Fosket, D.E. – Plant. Growth and Development. San Diego, New York, Boston, Londra, Sydney, Tokyo, Toronto, 1994.

Fox, R.T.V., Manners, J.G. şi *Myers, A.* – Plant. Rew. 1971, 141, 61–73.

Gaumann, E. – Principles of Plant. Infection. Londra, 1950.

Gaumann, E. – Adv. Enzymol. 1951, 11, 401–437.

Gaumann, E. – Phytopatology. 1957, 47, 342–357.

Hadwiger, L.A. şi *Lonschke, D.C.* – Phytopatology. 1981, 71, 756–762.

Hahlbrock, K. ş.a. – Plant. Physiol. 1981, 67, 768–773.

Hammond-Kosak, K.E. ş.a. – The Plant. Cell. 1996, 8, 1773–1791.

Hardham, A.M. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1992, 43, 491–526.

Harding, S.C. – The Effect of Puccinia striiformis on some aspects of photosynthesis of Wheat Leaves. Ph. D. Thesis. Univ. Southampton, 1976.

Hart, H. – J. Agric. Res. 1929, 39, 929–948.

Hart, H. şi *Forbes, I.L.* – Phytopatology. 1935, 25, 715–725.

Hislop, E.C. şi *Stahmann, M.A.* – Physiol. Plant. Patol. 1971, 1, 297–312.

Ingram, D.S. – J. Gen. Microbiol. 1969, 56, 55–67.

Keen, N. T. – Science. 1975. 187, 74–75.

Khun, P. J. şi *Hargreaves, J.A.* – în Fungal Infection of Plants. Peg şi Ayres edit. Cambridge, 1987.

Kirkham, D.S. – J. Gen. Microbiol. 1957, 17, 491–504.

Knogge, N. – The Plant. Cell. 1996, 8, 1711–1722.

Livne, A. şi *Daly, J.M.* – Phytopatology. 1966, 56, 170–175.

Macdonald, P.W. şi *Strobel, G.A.* – Plant. Physiol. (Lancaster), 1970, 46, 126–135.

Malik, M.M. şi *Batts, C.C.V.* – Ann. Appl. Biol. 1960, 48, 39–50.

Mansfield, J.W. şi *Deverall, B.J.* – Ann. Appl. Biol. 1974, 77, 227–235.

Mansfield, J.W. – în Biochemical Plant. Patology. Callow edit. Chichester, 1983.

Mansfield, J.W. – în Induced Antimicrobial Systems. Cooper edit. Bath. 1986.

Muller, K.O. şi *Borger, H.* – Arh. Biol. Reich. Anst. Land. u. Forstw. (Berlin), 1941, 23, 189–231.

Nishimura, S. ş.a. – Molecular Determination of Plant. Diseases. Berlin, 1987.

Oku, H. – Phytopatol. Z. 1962, 44, 39–56.

Peterson, R.F. – Sc. Agric. 1931, 12, 155–173.

Peterson, P.D. şi *Mc Kinney, H.H.* – Phytopatology. 1938, 28, 329–342.

Phillips, I.D.J. – Introduction to the Biochemistry and Physiology of Plant. Growth Hormones. New York, 1975.

Pillar, C.G.P. şi *Weets, J.D.* – Phytochemistry. 1975, 14, 2347–2351.

Rubin, B.A. şi *Artsikovskaya, E.V.* – Biochemistry and Physiology of Plant. Imunity. Oxford. 1963.

Scholes, J.D. şi *Farrar, J.F.* – Physiol. Plant. Patol. 1985, 27, 387–400.

Seqveira, L. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1973, 24, 353–380.

Smedegaard-Petersen, V. şi *Tolstrup, K.* – Ann. Rev. Phytopatol. 1985, 23, 475–490.

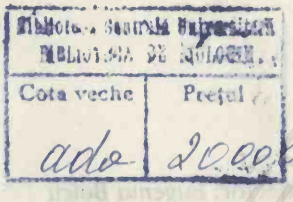
Smith, P.R. şi *Neales, T.F.* – Plant. Physiol. 1977, 4, 723–732.

Stahmann, M.A., Clare, B.G. şi *Woodbury, W.* – Plant. Physiol. (Lancaster), 1966, 41, 1505–1512.

Steadman, J.R. şi *Sequeira, L.* – Plant. Physiol. (Lancaster), 1970, 45, 691–697.

Stelzing, D.A. - Postharvest Pathology of Fruits and Vegetables. Agric. Exp. Stat. Univ. Berkeley, California, 1948.

Surico, G. ş.a. – Physiol. Plant. Patol. 1985, 26, 309–318.
Thrower, L.B. – Phytopatology. 1965, 52, 269–294.
Walker, J.C. şi *Stahmann, W.A.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1955, 6, 351–366.
West, C.A. – Naturwissenschaften. 1981, 68, 447–457.
Wise, M.V. şi *De Vay, J.M.* – Plant. Physiol. (Lancaster), 1970, 45, 304–305.
Wood, R.K.S. – Physiological Plant. Patology. Oxford. 1967.
Yarwood, C.E. – Am. J. Bot. 1947, 34, 514–520.


Cota veche
ado
Preţul
2000 lei

BCU IAŞI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Redactor: *Eugenia Boicu*
Corectori: *Mariana Belenciuc, Ala Rusnac*
Tehnoredactor: *Nina Duduciuc*
Machetare computerizată: *Vitalie Eşanu*

Coli edit. 31,5 Coli de tipar conv. 29,0
Comanda nr. 1289

Întreprinderea Editorial-Poligrafică Ştiinţa
str. Academiei, 3; MD 2028, Chişinău, Republica Moldova
Tel. (3732) 73-96-16; 73-97-50. Fax (3732) 73-96-27

Firma Editorial-Poligrafică Tipografia Centrală,
str. Florilor 1, or. Chişinău, MD 2068, Republica Moldova

Departamentul Activităţi Editoriale,
Poligrafie şi Aprovizionare cu Cărţi

BCU IAŞI - CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY